

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Ústav pro životní prostředí

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí
Studijní obor: Ochrana životního prostředí



Bc. Martin Dušátko

DIPLOMOVÁ PRÁCE

**Vývoj struktury primárních smíšených temperátních lesů
v závislosti na režimu disturbancí**

**Structure evolution of primary mixed temperate forests depending on
disturbance regime**

školitel: prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

konzultant: prof. Ing. Mgr. Jan Frouz, CSc.

2017

Prohlášení

Diplomovou práci na téma: „Vývoj struktury primárních smíšených temperátních lesů v závislosti na režimu disturbancí“ jsem vypracoval samostatně s využitím citované literatury. Její tištěná verze je totožná s verzí elektronickou, vloženou do SIS UK.

Praha, květen 2017

Martin Dušátko

Poděkování

Rád bych vyjádřil díky svému školiteli prof. Ing. Miroslavu Svobodovi, Ph.D. za to, že se mě ochotně ujal a zaštilil moji vědeckou práci. Dále děkuji Ing. Pavlu Jandovi Ph. D., Ing. Volodymyru Trotsiukovi a Mgr. Janě Lábusové za cenné rady a konzultace. Nemohu zapomenout ani na tým dendrolaboratoře ČZU, s nímž jsem mohl v příjemném prostředí pracovat. Nakonec děkuji i své rodině za trpělivost s mým studiem, byť jeho délka nijak zásadně nepřekročila běžnou dobu ani míru dobrého vkusu.

Abstrakt

Diplomová práce rekonstruuje disturbanční historii fragmentu smíšeného temperátního pralesa v rezervaci Kornietová na Slovensku. Metodou výzkumu je odběr dendrochronologických vzorků a strukturních dat na založených výzkumných plochách. 6 ze 14 výzkumných ploch zasáhla kolem roku 1830 extrémní disturbance, která odstranila prakticky celé horní korunové patro. Následovalo dlouhé období téměř bez disturbancí. Druhou skupinu charakterizoval režim slabých disturbancí zasahujících porost každých zhruba 30 až 40 let. Ze strukturního hlediska se skupiny prokazatelně lišily tvarem rozložení DBH a výskytem velkých stromů. Plochy se silnou disturbancí měly výrazně více velkých stromů s DBH nad 600 mm, protože úhrnná míra disturbování je u těchto ploch po roce 1830 výrazně nižší než u druhé skupiny. Ostatní zkoumané parametry jako objem mrtvého dřeva, druhové složení nebo míra zmlazení nebyly prokazatelně rozdílné. Jiné studie předpokládají, že při režimu slabých disturbancí zmlazuje nejlépe buk, zatímco silné disturbance svědčí jehličnanům. Výsledky naší studie tomuto předpokladu nenasvědčují. V průběhu zpracování a vyhodnocování dat se také ukázalo, že dosud docházelo k velké míře chybovosti. Správné datování buku je obtížnější, než se myslelo, avšak při dostatku zkušeností možné. Nesynchronizované pozad'ové odumírání jednotlivých stromů bylo u listnatých a smíšených lesů v řadě studií zdůrazňováno jako zásadní rys. Příčinou jsou dost možná právě chyby ve zpracování dat. Naše studie ukazuje, že porost je utvářen spíše několika různě silnými, ale synchronizovanými disturbancemi.

Abstract

Our thesis reconstructs disturbance history of primary forest remnant in Kornietová reservation in Slovakia. We extracted dendrochronological samples and collected data about the structure of a stand on sampling plots. 6 of total 14 plots were affected by an extreme disturbance around the year 1830. It removed almost complete upper canopy layer. This event was followed by a long period of minimal disturbance activity. The rest of plots was characterized by a regime of weak disturbances returning every 30 or 40 years. Between these two groups of plots, the shape of DBH distribution and the amount of large trees were significantly different. The plots which were affected by the extreme disturbance had distinctly more trees over 600 mm of DBH, because total extend of disturbances was markedly lower after 1830. The other parameters like amount of dead wood, species composition and quantity of saplings were not significantly different. The other studies suppose, that weak disturbances promote regeneration of beech, while large disturbances allow conifers to regenerate. The results of you study do not support such a relation. During data processing and evaluation, we discovered a high error rate the data suffered. It is more difficult to crossdate correctly a beech, then previously thought, but finally possible with enough of experience. An asynchronous background mortality of single trees is considered in many studies to be an important part of natural disturbance regimes in temperate forests. But the reason of such a conclusions might be the errors in data processing. Our study indicates, that a stand is rather formed by a several distinct events of different force.

OBSAH

1. Úvod.....	7
2. Cíle práce a hypotézy.....	10
3. Přehled literatury.....	11
3.1. Dendroekologie.....	14
3.2. Koncept uvolnění.....	15
3.3. Rekonstrukce disturbanční historie.....	15
4. Metodika.....	19
4.1. Lokalita.....	19
4.2. Výzkumné plochy a sběr dat.....	19
4.3. Laboratorní zpracování dat.....	21
4.4. Rekonstrukce disturbanční historie – prakticky.....	22
5. Výsledky.....	27
5.1. Disturbanční historie – I. metoda.....	27
5.2. Disturbanční historie – II. metoda.....	29
5.3. Strukturní data.....	41
6. Diskuze.....	47
6.1. Výsledky této studie.....	50
6.2. Managementová doporučení.....	60
7. Závěr.....	61
8. Použitá literatura.....	63
9. Přílohy.....	68

ÚVOD

Lesní ekosystémy pokrývaly před několika tisíci lety většinu rozlohy Evropy. Ruku v ruce s lidským osídlováním však postupovalo také odlesňování. Již kolem roku 1000 př. n. l. lze v Západní a Jižní Evropě pozorovat výrazný úbytek rozlohy lesů. V následujících staletích deforestation vytrvale, ale ne zcela kontinuálně pokračovala. Rozloha lesů se měnila s hustotou lidského osídlení a s technologickou úrovní společnosti. Od 2. poloviny 4. století n. l. probíhala dočasná samovolná extenze lesů na Pyrenejském poloostrově a na Balkáně. Příčinou byl ústup lidského vlivu vyvolaný stěhováním národů a úpadkem středomořských antických civilizací. Druhé intermezzo v odlesňování Evropy bylo způsobeno rozšířením morové nákazy v polovině 14. století. Následný populační propad umožnil opětovný nárůst rozlohy lesů či alespoň pozastavení úbytku prakticky ve všech regionech. Období od začátku 18. století do konce preindustriální éry v polovině století 19. ovšem charakterizuje vůbec nejrychlejší míra odlesňování, a to se nyní týká již i dosud značně zachovalých oblastí východní Evropy (Kaplan, Krumhardt et Zimmermann, 2009).

Kolem poloviny 19. století dosáhla lesnatost v Evropě svého minima. Poté se trend obrátil a lesy se začaly pozvolna zvětšovat. Jedná se o komplexní jev, označovaný jako teorie lesního přechodu, forest transition theory (Mather, 1992). Jako nový zdroj energie se začalo používat uhlí, které, zejména v továrnách, částečně nahradilo dřevo. Díky šířící se železniční dopravě bylo možné uhlí dovážet na značnou vzdálenost. Nové vynálezy a technologický rozvoj otevřely cestu k efektivnější a výnosnější rostlinné výrobě, která se soustředila na menší plochy. Výroba rostla rychleji než spotřeba, takže odlehlejší a hůře dostupná pole mohla být postupně opouštěna a ponechána samovolnému zarůstání. Lidé se z venkova stěhovali do měst a poklesla intenzita obhospodařování ve značné části krajiny. Významnou roli sehrály také zalesňovací programy, které reagovaly na nedostatek palivového a stavebního dřeva, jakož i vznikající právní rámec ochrany a dlouhodobého využívání lesů (Mather, 2001).

Výsledkem těchto procesů byla mírná celoevropská extenze lesních ekosystémů. V některých původně téměř zcela odlesněných zemích, například v Dánsku, se lesnatost oproti historickému minimu až ztrojnásobila (Mather, 2001). V České republice lesnatost vzrostla z 29 % v polovině 19. století na současných 34 % (Bičík et al, 2015).

Současný evropský průměr lesnatosti (bez zemí bývalého SSSR) činí zhruba 35 % (Bičík et al., 2015). Mezi zeměmi existují značné rozdíly, v Irsku, Velké Británii, Dánsku a Nizozemí zaujímají lesy pouze okolo 10 % rozlohy, zatímco například v Rakousku, Estonsku, Slovensku a dalších lesnatějších zemích je to více než 40 % (UN/ECE/FAO Contribution to the Global Forest Resources Assessment, 2000). Drtivá většina dnešních lesů jsou však lesy intenzivně či extenzivně obhospodařované, s antropogenně pozměněnou (typicky zjednodušenou) druhovou skladbou, strukturou i členitostí porostu a se sníženým výskytem velkých stromů a mrtvého dřeva.

Lesy lze seřadit podle stupně jejich přírodnosti. Nejpřírodnější je prales neboli primární les, který se až do současnosti vyvíjel bez zásahů ze strany lidí. Dominantní silou, která takový les ovlivňuje, jsou disturbance. V lesích se projevuje několik typů disturbančních sil, zejména vichřice, požáry a kůrovcové gradace, vzácněji například též ledová námraza (Nagel et al., 2016). Požáry jsou časté v boreálním pásu (Kuuluvainen et al., 2017), smíšené a listnaté temperátní lesy jsou naopak ovlivňovány především vichřicemi (Kulakowski et al., 2017), k nimž se v horských smrkových lesích přidávají kůrovcové gradace (např. Čada et al., 2016).

Přibližně 1/3 světových lesů je považována za primární. Tyto lesy se nachází především v tropické a boreální zóně (FAO, 2000). Temperátní zóna Evropy čelila historicky většímu civilizačnímu tlaku a primárních lesů se zde dochoval pouze mizivý zlomek, přibližně 0,4 % stávající rozlohy lesů, což znamená 300 000 ha. Jedná se zpravidla o roztroušené zbytky v odlehlejších horských oblastech Balkánu, Alp a Karpat (Parviainen, 2005).

Primární lesy trpí značnou fragmentací. Parviainen (2005) se zabývá také otázkou minimální rozlohy nutné k tomu, aby vedle sebe mohly v mozaice existovat různé vývojové fáze lesa a porost tak zůstal funkčním a stabilním celkem. Za minimální rozlohu pro smíšené lesy s převahou buku považuje 50 ha, pro smíšené horské lesy 70-100 ha. Upozorňuje ale, že tyto hodnoty nezahrnují velkoplošné disturbance. Blok pralesa by musel být podstatně větší (5x – 10x), aby nehrozil jeho rozpad při málo časté rozsáhlé události. Také velká zvířata potřebují větší lesní celky. Některé studie však objevily stabilní charakter i na menších plochách. Emborg et al. (2000) mluví o mozaice různých vývojových stádií, jejichž zastoupení se jeví jako zhruba stabilní v opadavém temperátním lese o rozloze 10,7 ha. Silná disturbance by však prostorovou stálost takového fragmentu pravděpodobně narušila. Kvůli

malé rozloze může u některých pralesních zbytků docházet k postupnému posunu charakteristik od přírodního stavu (Parviainen, 2005).

Lidmi neovlivněné fragmenty jsou nedocenitelným zdrojem poznatků o fungování a dynamice přírodních lesů. Obsahují informace o tom, jak se v posledních staletích vyvíjely, a lze v nich tedy studovat, jakým způsobem utváří přírodní síly v čele s disturbancemi strukturu a charakter lesa a jak vlastně přírodní lesy vypadají. Takové znalosti skýtají významný potenciál i pro lesnickou praxi.

CÍLE PRÁCE A HYPOTÉZY

V první části práce bude z dendrochronologických vývrtů rekonstruována disturbanční historie výzkumných ploch. Následně budou analyzována strukturní data, jež byla odebrána na stejných plochách. Disturbance dokáže odstranit jednotlivé stromy, skupiny stromů i celé porosty, očekáváme proto, že se disturbanční události i v dlouhodobém hledisku projeví na struktuře porostu. Hlavní hypotéza zní: mezi porosty s odlišnou disturbanční historií existují strukturní odlišnosti. Dílčí hypotézy se vztahují k jednotlivým ukazatelům – mezi porosty s odlišnou disturbanční historií existují rozdíly v míře zmlazení, v množství mrtvého dřeva, v rozložení výčetních tloušťek (DBH), ve výskytu velkých stromů a v druhovém složení.

PŘEHLED LITERATURY

Vývoj lesa je podmiňován dvěma nejzákladnějšími procesy: růstem a odumíráním stromů. Růst probíhá kontinuálně, zatímco odumírání může být postupné, nebo epizodické. Postupné odumírání je endogenního charakteru, jeho příčiny vězí zejména v kompetici mezi jedinci, ve stárnutí a v působení patogenů. Epizodická mortalita je způsobována náhlými disturbancemi (a v méně častých případech stresem, jakým může být například dlouho trávající sucho) a vede k nárazovému odumření nebo poškození dotčených jedinců. Matrici stálého růstu a endogenní mortality tedy zasahují plošně omezené disturbance a společně formují strukturu lesa.

Jedná se o dlouhodobý, neustávající proces. Přesto lze charakterizovat určité vývojové fáze lesa, které po sobě typicky následují. Zde je využita detailní klasifikace podle Franklina et al. (2002), který rozeznává 8 vývojových fází (překlady anglických názvů nejsou přesné, ale vystihují, k čemu v porostu dochází). Cyklus začíná disturbanční událostí (1.), která je natolik silná, aby otevřela prostor pro následné zformování nové dominantní kohorty (2.). V závislosti na charakteru disturbance však v porostu typicky zbývá mnoho přeživších stromů z předchozí doby a množství mrtvého dřeva. Nová kohorta postupně vytvoří uzavřené korunové patro (3.). Mezi jedinci pak začne docházet k silné kompetici o světlo, stromy se snaží růst do výšky a rychle přibývá biomasa. Tuto fázi lze nazvat prořezávací (4.), protože méně zdatní jedinci podléhají konkurenci a v zástínu odumírají. Pokud byla hustota semenáčků nízká, je nižší i kompetiční tlak. Následuje fáze zrání (5.), kdy kohorta dosahuje maximální výšky a šíře korun. Objem mrtvého dřeva je nejvyšší z celého cyklu, díky větší dostupnosti světla se formuje podkorunové patro a na některých stromech se začíná projevovat vliv stáří, patogenů a mechanického poškození. Ve fázi vertikální diverzifikace (6.) odumírají některé stromy korunového patra a jiné, mladší, zaplňují v nižší výšce díry v zápoji. Porost vykazuje vysokou členitost s množstvím nik a roste objem mrtvého dřeva. Působením disturbance dochází k prostorově agregované mortalitě a porost se výrazně horizontálně diverzifikuje (7.). Dynamika vznikajících gapů vytváří mozaiku ploch (patches) s odlišnou strukturou. (8. vývojová fáze podle Franklina se tempretáním lesů zpravidla netýká.) Výsledný strukturně bohatý les se označuje anglickým termínem old-growth. V primárních temperátních lesích vykazuje značná část plochy old-growth charakter, pro nějž je typická zejména vysoká členitost, přítomnost velkých stromů a vysoké objemy mrtvého i živého dřeva (Hunter, 1999). Na tyto charakteristiky jsou vázány konkrétní druhy i celé

skupiny organismů, například dutinová hnízdiči, saproxyliční brouci, mechorošty, lišejníky a houby (Paillet et al., 2010).

Intenzita, typ a frekvence disturbancí, které les zasahují, vytváří disturbanční režim, charakteristický pro různé druhy lesa. V dnešní době sílí snaha vycházet z dynamiky původních přirozených lesů jako z referenční hodnoty pro posuzování lidského managementu v hospodářských lesích. Odborná i laická veřejnost si stále více uvědomuje, že hospodářské lesy musí plnit i další funkce než je prostá produkce dřeva, zejména nelze přehlížet jejich nenahraditelný podíl na úspěchu či neúspěchu snah o udržení ekologické integrity krajiny, podíl na ochraně biodiverzity, na vodním režimu a podobně (Hunter, 1999). Pokud by se podařilo změnit lesnické praktiky tak, aby byly bližší přírodním procesům, vedlo by to pravděpodobně k pozitivním dopadům na ekologickou hodnotu lesa (Hunter, 1999). Všechny druhy, které v konkrétním lese žijí, se vyvíjely a obsazovaly své niky za podmínek variability, které vytvořil přírodní disturbanční režim v daném lese působící. Tento režim jim tedy vyhovuje, nebo nevadí, nebo alespoň nevadí natolik, aby vylučoval jejich existenci. Pokud by lidský management udržel podmínky obdobné těm přírodním, mělo by se přirozeně zabránit úbytku biodiverzity (Nagel, Svoboda et Panayotov, 2013). Druhým účelem studia primárních lesů, který v průběhu času nabývá na aktuálnosti, je zjistit původní stav (tzn. historický rozsah variability, HRV), s nímž by se mohly porovnávat změny dynamiky způsobené změnami klimatu (Kulakowski et al., 2017).

Porozumět přírodním procesům a tomu, jak utvářely a utváří primární lesy, je tedy zásadní úkol. V případě temperátních lesů se vedou dlouhodobé spory o tom, jakou váhu má pozadřová dynamika nesynchronizovaného odumírání jednotlivých stromů spolu se slabými disturbancemi oproti středně silným disturbancím, které zasahují větší plochy a vytváří rozsáhlejší mezery v korunovém patře.

Přístupů ke zkoumání a kvantifikaci disturbancí v primárních lesích existuje několik. Základní přehled o nich podává Frelich ve své knize *Forest dynamics and disturbance regimes* (2002). Nejstarší horizont lze studovat z fosilních záznamů pylu a rostlinných částí, které se dochovaly v sedimentech. Umožňují však vytvořit si jen velice hrubou představu o vývoji druhové skladby během staletí a tisíciletí. Pyl různých druhů je navíc rozdílně odolný a některé příbuzné druhy nelze podle pylu rozeznat. Zprávy o jednotlivých zvláště silných disturbancích lze vyčíst z historických pramenů, směrem do minulosti ale rychle ubývá přesnost záznamů (Frelich, 2002). Zprávy z druhé poloviny 20. století často kvantifikují

disturbanci z hlediska zasažené plochy i množství poškozeného dřeva. Záznamy z první poloviny 20. století jsou méně přesné a v případě událostí z 19. století bývá konkrétní kvantitativní analýza obvykle nemožná (např. Pontailier, Faille et Lemée, 1997). V terénu lze zkoumat stopy po vývratech, které mají podobu jam a zemních kup a přetrvávají na povrchu až 200 let. Tyto kupy obsahují informace o větrných disturbancích. Vývraty různého stáří však od sebe nelze dobře odlišit, a je proto vhodné doplnit studii o dendrochronologické vzorky stromů sousedících s kupou, které dataci umožní (Šebková et al., 2012). Větší nedostatek ale spočívá v tom, že pouze část poškozených stromů je při vichřici vyvrácena. U jiných dochází ke zlomu kmene. Například Bottero et al. (2011) zjistila, že ve zkoumaném lese vyvrácení představuje pouze 14 % mortality, zatímco zlomení kmene 60 %. Jedná se tedy o neúplnou informaci a kupy se tím pádem hodí spíše k výzkumu půdní dynamiky. Užitečným zdrojem dat jsou historické letecké snímky, zejména pokud jsou k dispozici z více období. Poskytnou velmi přesnou informaci o stavu korunového patra ke konkrétnímu datu a porovnáním lze hodnotit úhrnné změny. Nejstarší série leteckých snímků pochází většinou z 30. let minulého století. Data o druhovém složení a struktuře reflektují určitým způsobem disturbanční historii (Frelich, 2002), je ovšem užitečnější vyjít od znalosti disturbanční historie a hledat její vliv na charakter porostu, než opačně. Mnoho výzkumů (např. Nagel et Svoboda, 2008 nebo Zeibig, Diaci et Wagner, 2005) se věnuje analýze gapů v korunovém zápoji, které vznikají působením silného větru. Zkoumá se zejména podíl otevření korunového patra a dále například průměrná velikost gapů, počet původních stromů tvořících gap a podíl celkové plochy gapů v různých třídách velikosti. Charakter gapů v jednom okamžiku ale může být zavádějící pro snahu zjistit dlouhodobý vývoj lesa. Pontailier, Faille et Lemée (1997) měli k dispozici data o gapech ze třech období v rozmezí 23 let a zjistili, že podíl otevření korunového patra i velikost gapů se v čase mění a jsou značně závislé na době od poslední silnější disturbance. Nejpřesnější informace o vývoji porostu ovšem podává dendrochronologická analýza, která zkoumá letokruhové série jednotlivých stromů (Frelich, 2002). V nich jsou uloženy informace o celé minulosti všech dosud žijících jedinců. Události lze většinou datovat s přesností v řádu let a podrobně vyhodnotit jejich pravděpodobný rozsah.

Mnoho studií má kombinovaný charakter, to znamená, že využívají různé zdroje informací, aby rekonstruovaly disturbanční minulost zkoumaného lesa. Dendroekologickou analýzu je typicky třeba doplnit informacemi o aktuální struktuře porostu. Například Piovesan

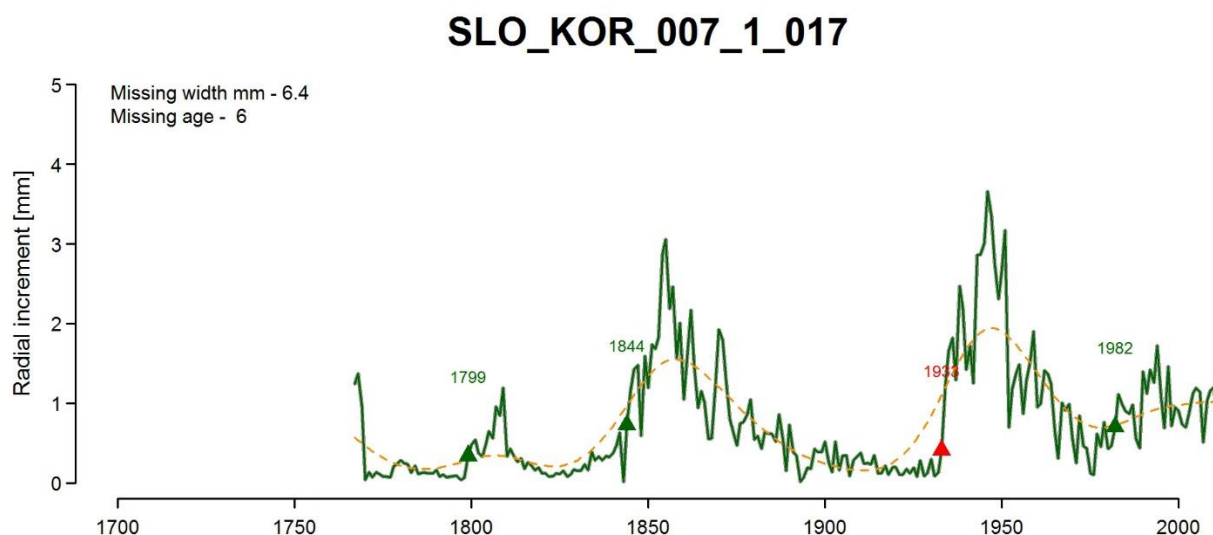
et al. (2005) ale přidává ještě vyhodnocení leteckých fotografií a Janda et al (2016) porovnává identifikované disturbance s historickými záznamy.

Dendroekologie

Na šířce letokruhů se podílí několik faktorů: zejména druhové predispozice, věk, zdravotní stav jedince, dostupnost živin a světla a klima, které působí nejvíce skrze dostupnost vody. Největší vliv má pak ten faktor, který je v nedostatku, a tedy limitující (Schweingruber, 1996). Pro rekonstrukci disturbanční historie jsou nejdůležitější dva faktory: dostupnost vody a dostupnost světla. Tyto faktory zároveň vysvětlují velkou většinu proměnlivosti, kterou u jedince v šířkách letokruhů nacházíme (Worbes, 2004).

Dostupnost vody (a v omezené míře další klimatické faktory) kolísá rok od roku a vytváří v letokruhové řadě krátkodobé meziroční oscilace. Klima působí na regionální a nadregionální úrovni a vede k tomu, že stromy jednoho druhu vykazují obdobné meziroční trendy změn. Výrazně suchý rok se u velké většiny stromů projeví sníženou šířkou letokruhu oproti okolním rokům (např. Latte, Lebourgeois et Claessens, 2015).

Dostupnost světla závisí na pozici stromu v porostu. Strom, který roste uvolněný, s dostatkem slunečního záření, má přírůstky podstatně širší (i několikanásobně) než potlačený, podúrovňový strom. Variabilita tohoto faktoru působí v delším časovém horizontu a vysvětluje změny průměrné rychlosti růstu (Schweingruber, 1996).



Graf č. 1. Příklad letokruhové chronologie stromu KOR_007_1_017. Osa y udává šířku letokruhů v mm. Krátkodobé oscilace zelené křivky jsou způsobeny meziročními rozdíly klimatu.

Žlutá přerušovaná čára vyjadřuje průměrnou rychlost růstu. Její změny jsou způsobeny změnami dostupnosti světla, a tedy postavení stromu v porostu.

Koncept uvolnění

Vichřice, požár, kůrovcová kalamita, ledová bouře nebo jiná disturbance zapříčiní mortalitu části stromů a zvýší dostupnost světla pro přeživší stromy v okolí. Disturbance je v jejich letokruzích poměrně přesně identifikovatelná a z podílu stromů, které vykazují zrychlení a z jeho velikosti lze usuzovat na intenzitu disturbance (Frelich, 2002). Tento mechanismus umožňuje analyzovat disturbanční historii porostu.

Aby bylo možno tvrdit, že zrychlení růstu je důsledkem uvolnění, musí trvat po určitou minimální dobu (často se používá práh 10 let podle Lorimer et Frelich, 1989) a dosahovat určité minimální velikosti. Tím se potlačí vliv meziročních výkyvů klimatu a malých změn v míře osvětlení. Proto se stanovují prahové hodnoty zrychlení růstu jako podmínka pro označení události za uvolnění (Frelich, 2002).

Rekonstrukce disturbanční historie

Při analýze nás zajímá, jaká plocha korunového patra a jaký počet stromů byly při té které disturbanci odstraněny a usuzujeme na to z reakce přeživších stromů. Situace je ale složitější, než že by jeden odstraněný strom byl vždy jednoduše nahrazen jedním vstupujícím do korunového patra (Frelich, 2002). Zvětšením přírůstků zareaguje podúrovňový i potlačený dorost, který se ocitl v gapu, a také sousední úrovně stromy, které využijí místo a rozšíří své koruny (tzv. laterální expanze korun). V následujícím vývoji může být gap zcela uzavřen laterální expanzí úrovně stromů (pokud je menší), a nebo vyplněn jedním či více původně podúrovňovými stromy. Zbylé podúrovňové stromy zaznamenají opětovné potlačení. Počet odumřelých stromů je tedy zpravidla převyšován počtem stromů, které zaznamenaly zrychlení růstu. Tento problém se snaží řešit různé metody matematické analýzy.

Abychom mohli rekonstruovat detailní disturbanční historii vybrané plochy lesa, musíme odebrat vzorky ze všech stromů korunového patra. Tyto vzorky se v laboratoři zpracují a získáme z nich letokruhové chronologie stromů. V nich hledáme dva typy událostí: rychlý počáteční růst a uvolnění (Frelich, 2002). První z nich značí, že strom začal růst v gapu po disturbanci (anglicky se jev označuje jako gap origin). Pro stanovení se používá průměrná velikost několika počátečních letokruhů.

Uvolnění je spojeno s větší dostupností světla pro strom, který rostl již před událostí. Mnoho studií rozděluje uvolnění na vedlejší a hlavní. Hlavní uvolnění zpravidla označuje finální vstup do korunového patra, zatímco vedlejší znamená reakci sousedních stromů korunového patra nebo jiné změny statusu spojené s disturbancí (Frelich, 2002).

Průběh obnovy v temperátním lese vysvětluje Canham (1990). Na výzkumných plochách připadalo na jeden buk velkolistý (*Fagus grandifolia*) 1,9-2,4 period potlačení, což odpovídá 2-3 uvolněním. Po vzniku gapu začnou malé stromy v něm i v bližším okolí rychleji růst. Gap je však postupně uzavřen laterální expanzí velkých stromů. Malý strom doroste při prvním dočasném uvolnění do středního korunového patra a teprve při druhém nebo třetím uvolnění dosáhne horního patra. Při vzniku většího gapu, který nelze uzavřít laterální expanzí, u některých jedinců k potlačení nedojde a budou naopak od počátku po celý život uvolnění.

I řada dalších studií uvádí větší počet uvolnění na strom, například Nagel, Levanic et Diaci (2007) 2,8 uvolnění na buk (*Fagus sylvatica*) a 2,25 na jedli (*Abies alba*) a Čada, Svoboda et Janda (2013) 1-3 uvolnění na smrk (*Picea abies*). V konečném důsledku je však v průměru jeden odumřelý strom horního patra nahrazen jedním novým, takže akceptování více period uvolnění na jedince vede k nadhodnocování intenzity disturbancí.

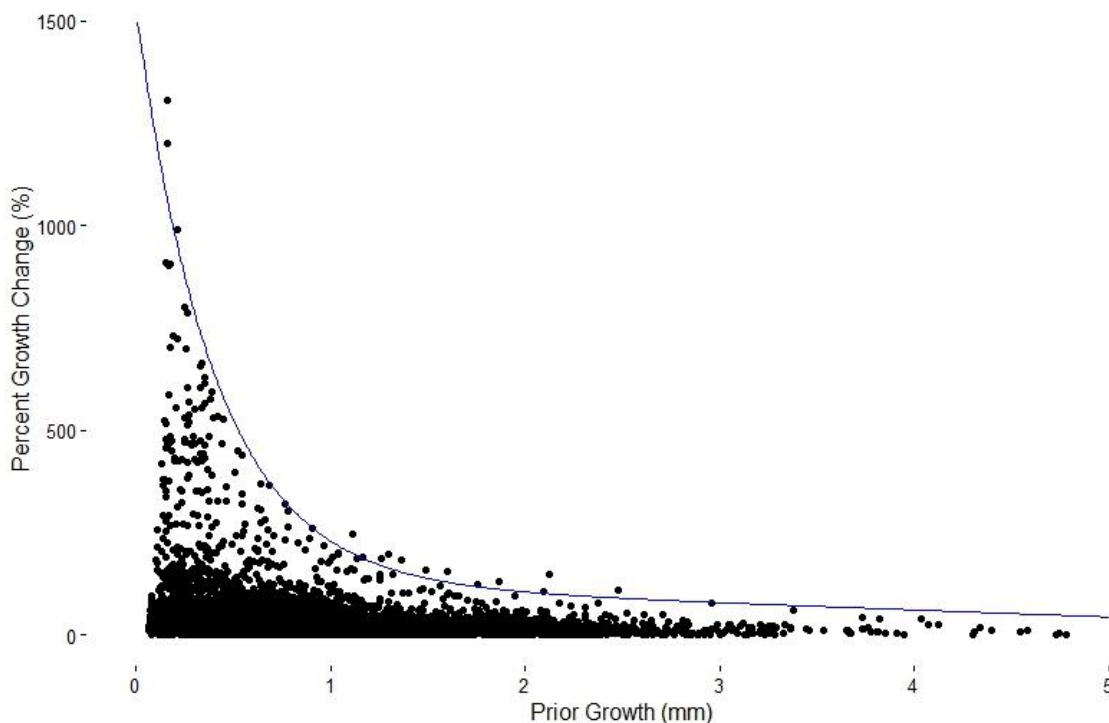
Exemplárním příkladem vícenásobného uvolnění je strom KOR_007_1_017 (graf č. 1, str. 14). Prošel uvolněním kolem roku 1800 a následným potlačěním. To samé se opakovalo ve větší míře kolem roku 1840. Po třetím uvolnění kolem roku 1933 již výrazné potlačění nenásleduje, a lze tedy mít za to, že strom již zůstal v korunovém patře.

K identifikaci uvolnění v letokruhových chronologiích se používají různé matematické metody. Nejstarší výzkumy tohoto druhu se objevují v 70. a 80. letech (například Heinselman, 1973; Henry et Swan, 1974; Canham, 1985 a další). Pro potřeby těchto studií se vytvářely individuální metodiky, které se dále nerozšířily. Existuje ovšem několik metodik, které se dočkaly širšího uplatnění a které zároveň představují rozdílné přístupy, jak dendrochronologická data analyzovat.

Nowacki et Abrams (1997) vytvořili metodu označovanou jako Radial-growth averaging criteria. Založena je na principu klouzavého průměru. Pro každý letokruh se spočítá průměrná rychlost růstu v předcházejícím desetiletém období M_1 (včetně cílového roku) a průměrná rychlost růstu v následujícím desetiletém období M_2 (bez cílového roku). Poté z nich získáme procentuální růstovou změnu (percentage growth change, PGC) podle vzorce $PGC = [(M_2 - M_1) / M_1] \times 100$. Tak zjistíme, o kolik se změnila průměrná rychlost růstu mezi

dvěma desetiletími. Průměrováním hodnot na desetiletí se sníží vliv meziročních oscilací klimatu. Dále je třeba zvolit prahové hodnoty pro uvolnění. U Nowackého et Abramse i dalších studií z té doby je to nejčastěji 25% změna rychlosti pro vedlejší uvolnění a >50 % pro hlavní. Tyto pevné hranice však pochopitelně vedou k tomu, že část skutečných uvolnění je vyloučena a část zdánlivých započtena (Black et Abrams, 2003).

Black et Abrams (2003) postup zdokonalili zohledněním toho, že potenciál ke zrychlení růstu se mění s absolutní velikostí přírůstků. Čím pomaleji strom před disturbancí přirůstá (v důsledku zastínění), tím větší procentuální růstovou změnu může vykázat. Naopak u původně rychleji rostoucího stromu nemůže změna rychlosti dosahovat tak vysokých procent. Black a Abrams vytvořili graf závislosti procentuální růstové změny na rychlosti předchozího růstu. Když máme k dispozici dostatečně velký soubor dat (kolem 50 000 letokruhů), pak obsahuje i maxima, která odhalují fyziologické limity druhu. Nejvyšší procentuální růstová změna klesá podle negativní exponenciály s rostoucí rychlostí předchozího růstu (viz graf č. 2). Následně je třeba vytvořit křivku, která se dotýká maximálních hodnot, tu Black a Abrams označují jako boundary line. Prahy pro uvolnění jsou nyní porovnávány s maximem, které určuje boundary line.



Graf č. 2. Osa x udává velikost předchozího růstu, osa y procentuální růstovou změnu. Data pochází z naší studie a jde o smrk ztepilý (*Picea abies*), modrá křivka je boundary line pro smrk převzatá ze Splechtny, Gratzera et Blacka (2005).

Splechna, Gratzner et Black (2005) vymysleli další úpravu. Z hodnot, které se porovnávají s rovnicí *boundary line*, nejprve vyloučili všechny, které nedosahují 50% zrychlení podle Nowackého et Abramse (1997). Empirickým ověřením se ukázalo, že v případě jejich studie poklesl počet chybně identifikovaných uvolnění.

Alternativou k relativním růstovým změnám je práh absolutního zrychlení. Fraver et White (2005) zjistili, že takovýto práh, empiricky stanovený, odpovídá zhruba 1,25 násobku směrodatné odchylky všech hodnot zrychlení. Pro nalezení pevného prahu je třeba znát některé ekologické parametry zkoumaného druhu, jako je rozsah růstových reakcí na disturbance. S odstupem času se ale jako nejpoužívanější ukázala metoda *boundary line* podle Blacka et Abramse (2003).

Rychlost reakce na uvolnění se u jednotlivých stromů liší a největšího zrychlení dosahuje většinou pár let po události. Obtížnost správného datování vzorků a klimatické podmínky v letech před a po události vnášejí do určení data disturbance další nejistoty. Proto se informace z jednotlivých stromů na ploše typicky sdružují a disturbance historie se uvádí po desetiletích (Lorimer et Frelich, 1989).

Některé studie (např. Splechna et al, 2005; Trotsiuk, Hobi, et Commarmot, 2012) vyjadřují desetiletou intenzitu disturbance jako počet uvolnění na počet stromů, z nichž se pro dané desetiletí historie sestavuje. Jenomže jak upozorňuje Frelich (2002), mnoho malých stromů zaujímá stejnou plochu jako pár velkých, takže počet dotčených stromů dává nedostatečnou představu o zasažené ploše. Je ale možné převést stromy na odpovídající korunovou plochu a vyjadřovat disturbance na podíl korunové plochy, která vykázala uvolnění. Tato plocha zhruba odpovídá ploše, která byla disturbance odstraněna, stejně jako počet uvolněných + v gapu rostoucích stromů po určité době začne odpovídat počtu stromů podlehnulých disturbance (Lorimer et Frelich, 1989).

Jak je vidět, existuje řada přístupů, jak z dendrochronologických dat odvozovat historii porostu. Použití různých metod vede k podstatným rozdílům ve výsledcích (Rubino et McCarthyz, 2004), neexistuje ovšem žádný primární les, jehož historie by byla přesně známa a na němž by tedy šlo jednoznačně ověřit účinnost různých metod. Souměřitelnost výsledků jednotlivých studií proto zůstává diskutabilní. Zajímavou možností by ovšem bylo provést dendroekologický výzkum v hospodářském lese, kde se praktikuje výběrný způsob nebo násečná forma těžby. Při detailní znalosti dat a objemů těžeb by bylo možné zhodnotit, jak

přesně dendrochronologická analýza dokáže rekonstruovat historii porostu a které metody a konkrétní prahové hodnoty vedou k nejlepším výsledkům.

METODIKA

Lokalita

Za cíl výzkumu byla zvolena lokalita NPR Kornietová v Národním parku Velká Fatra. Jedná se o 88 ha zbytek pralesa vyhlášený za NPR v roce 1973. Území se nachází na jihovýchodním svahu na konci Kornietovej doliny v nadmořské výšce od 930 m.n.m. (údolí) do 1270 m.n.m. (temeno Malého Lysce). Na lokalitě převládají květnaté bučiny a jedlo-bučiny, které na hřebeni přechází do javorovo-bukových horských lesů. Z dalších biotopů jsou zastoupeny ještě vápnomilné bukové lesy a v dolinách suťový javorový les. V druhové skladbě výrazně dominuje buk lesní (*Fagus sylvatica*) s příměsí jedle bělokoré (*Abies alba*), smrku horského (*Picea abies*) a javoru klenu (*Acer pseudoplatanus*). Vzácně nalezneme i další druhy jako jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*), jilm horský (*Ulmus glabra*) nebo tis červený (*Taxus baccata*). Některé stromy dosahují značných rozměrů: největší smrk 1340 mm, jedle 1500 mm a javor 1100 mm výčetní tloušťky. Na území rezervace nikdy neprobíhal intenzivní lesní management. Občasné a nahodilé zásahy v minulosti ovšem nelze vyloučit. Ve vrcholových partiích je pravděpodobný vliv pastvy. Přesto lze území považovat za prales, jehož charakter byl z naprosté většiny utvářen přírodními procesy (www.pralesy.sk).

Výzkumné plochy a sběr dat

Ke sběru dat byla použita standardní metodika katedry ekologie lesa ČZU pro výzkum disturbancí v primárních lesích. Území rezervace bylo rozděleno na síť polygonů po 10 ha a v každém z nich byly náhodně vygenerované 3 body. Protáhlý úzký výběžek rezervace směrem k Malému Lysci nebyl do výzkumu zahrnut. Na každý polygon připadá klastr dvou výzkumných ploch, pro jejich umístění se použil přednostně první vygenerovaný bod. Od tohoto bodu se vede přímka souběžně s vrstevnicemi a ve vzdálenosti 40 m na každou stranu se založí obě plochy. Dohromady bylo založeno 14 trvalých výzkumných ploch (TVP) v 7 klastrech. Hranice NPR Kornietová i umístění jednotlivých TVP jsou vidět na obrázku č. 3.

Výzkumná plocha je kruhová a je odstupňovaná na tři podplochy: vnitřní kruh – 200 m², poloměr 8m, střední kruh - 1000 m², poloměr 17,8 m a vnější kruh – 2000 m², poloměr 25,2m. Na ploše (střední kruh) se očíslovaly všechny stromy, i mrtvé, s výčetní tloušťkou

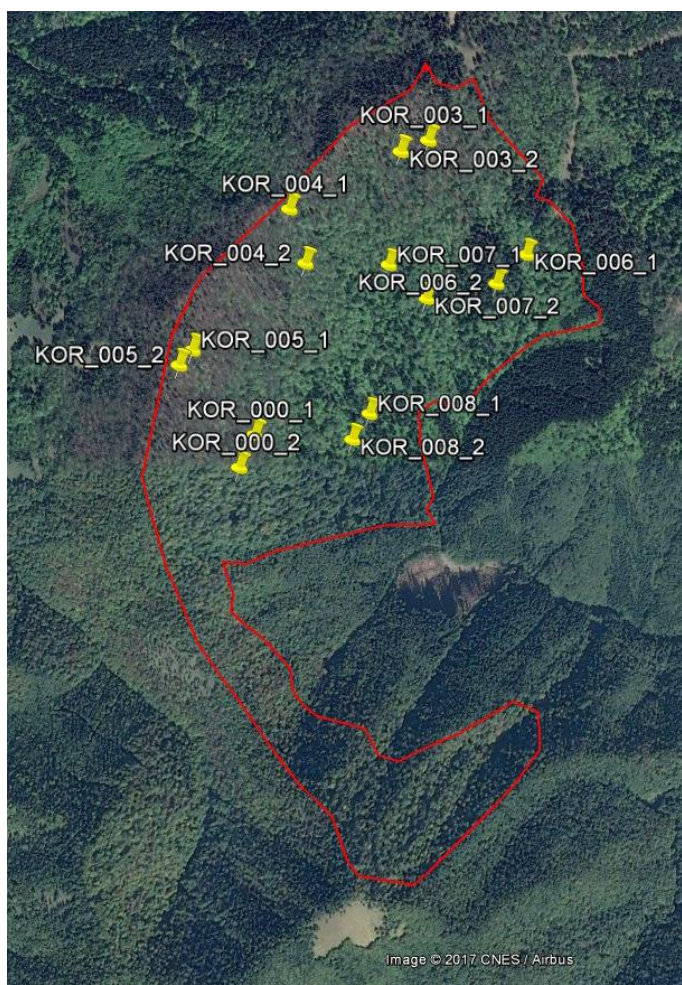
(zkratka DBH) ≥ 6 cm, pahýly (pod 1,3 m, tloušťka ≥ 20 cm ve výšce 30 cm nad zemí) a vyvrácené stromy s DBH ≥ 20 cm. Ve vnějším kruhu se vybralo a očíslovalo 12 stromů korunového patra s DBH ≥ 10 cm, aby doplnily informace pro rekonstrukci disturbanční historie. U všech očíslovaných stromů se zaměřily jejich GPS souřadnice.

U živých stromů se zaznamenaly tyto parametry: výčetní tloušťka (DBH), druh, typ růstu (uvolněný nebo potlačený), sociální status (jestli je v úrovni nebo podúrovni, přičemž úrovní se rozumí 75 % výšky největších stromů na

ploše). Dále bylo vybráno 10 uvolněných a nepoškozených jedinců, kteří reprezentují různé míry DBH a přítomné druhy. U těchto stromů se

změřila celková výška a velikost koruny ve dvou na sebe kolmých osách. Díky těmto informacím pak lze odvodit vztah DBH a horizontální plochy koruny na výzkumné ploše. U souší se zaznamenává druh, výčetní tloušťka, odhad výšky po 10 metrech a stupeň rozkladu. U vyvrácených stromů pak jejich druh a DBH, případně tloušťka ve 30 cm od původní úrovně terénu.

Odběr dendrochronologických vzorků pomocí Presslerova nebozezu probíhal následovně: ve vnitřním kruhu se vrtaly všechny stromy nad 6 cm DBH. V prstenci doplňujícím plochu středního kruhu se vrtaly všechny stromy s DBH nad 15 cm, všechny uvolněné stromy s DBH nad 10 cm a 3 náhodně vybrané potlačené stromy s DBH 10-15 cm. V prstenci doplňujícím plochu vnějšího kruhu se vrtalo všech 12 zaměřených stromů.



Obr. č. 3. Žluté body označují umístění středů trvalých výzkumných ploch. Červená linie představuje hranici NPR Kornietová. Mapa byla vytvořena v programu Google Earth.

Před každým vrtáním se nebozez dezinfikuje v lihu. Vrtání se provádělo ve výšce 1 m nad zemí ze strany kolmé na spádnici a z té, kde strom jevil intenzivnější přírůst v koruně. Cílem je získat pokud možno úplnou chronologii, tedy vzorek, který protíná střed nebo se mu blíží. Jeden strom lze vrtat maximálně třikrát a vybírá se nejlepší výsledek, u velkého stromu stačí i jeden pokus pokud blíže než 1,5 cm od středu. Otvory po vrtání se zatírají voskem. V případě vyhnílého stromu se vezme použitelný kus vzorku a strom se vícekrát nevrta.

Na ploše se sčítá také obnova podle druhů ve výškových kategoriích 0,5 – 1,3 m; 1,3 m – 2,5 m a 2,5 m až do výčetní tloušťky 6 cm. Posledním druhem sbíraných dat je ležící mrtvé dřevo. Od středu plochy se vytyčí hvězdicovitě 5 ramen dlouhých 20 m v úhlech 0°, 72°, 144°, 216° a 288°. Průměrkou se v místě protnutí změří průměr všech kusů mrtvého dřeva nad 6 cm, které transektem prochází. Zaznamená se také jejich druh, lze-li určit, a stupeň rozkladu na pětibodové stupnici od nejméně po nejvíce rozložené. Takováto data umožňují komplexně analyzovat minulý vývoj i současný stav porostu na ploše.

Laboratorní zpracování dat

V laboratoři se dendrochronologické vzorky vysušily, nalepily na nosné lišty, seřízly strojovou žiletkou a zbrousily sérií brusných papírů s rostoucí jemností až do 1200, aby se odstranila nečitelná povrchová část vzorku a hranice letokruhů byly dobře patrné. Takto připravené vzorky se změřily pod mikroskopem na posuvném stole LINTAB s přesností 0,01 mm v programu TSAPWin (RINNTECH, Heidelberg, Germany, <http://www.rinntech.com>). Získali jsme tak surové chronologie s šířkami identifikovaných letokruhů. Tyto chronologie je třeba dále upravit, protože obsahují chyby. Část letokruhů nebyla rozpoznána, a tedy ani započtena, a naopak jiná část útvarů, které letokruhy nejsou, byla za letokruhy chybně považována. A nakonec některé letokruhy ve vzorcích zcela chybí. Grundmann, Bonn et Roloff (2008) se věnují obtížím datování buku (*Fagus sylvatica*) a uvádí, že chronologie s několika chybějícími letokruhy jsou běžné.

Tento problém se řeší pomocí křížového datování. Při měření se vytipují rychle rostoucí, dobře čitelné vzorky od jednotlivých druhů. V programu CDendro, který se k datování používá, se potom zkoumá jejich vzájemná podobnost. Jedná se o podobnost, způsobenou meziročními výkyvy klimatu, která spočívá ve shodných trendech relativních velikostí po sobě jdoucích roků. U každé dvojice se hodnotí lokální trend, zda je druhá hodnota větší (přidělí se +1), menší (-1) nebo shodná (0) jako ta první. Všechny letokruhové série se převedou na řady těchto čísel a koeficient shody pak vyjadřuje jejich procentuální

podobnost. Pokud v chronologiích uvolněných, dobře rostoucích stromů nechybí žádné letokruhy, bývá míra podobnosti meziročních trendů vysoká, korelační koeficient často dosahuje hodnot 0,50-0,75.

Porovnáváním a postupným zužováním výběru vzorků se nakonec vyselektuje soubor nejlépe vzájemně korelujících chronologií, z nichž se vytvoří standardní chronologie, to znamená průměrná křivka, ve které by na určitém úseku směrem do minulosti neměl žádný letokruh chybět a lze tedy podle ní datovat ostatní problémové vzorky. Tato křivka dobře vyjadřuje meziroční klimatické oscilace. Pro datování jsou zvláště užitečné tzv. významné roky, u nichž velká většina stromů vykazuje synchronně abnormálně malé nebo naopak velké přírůstky.

Byly vytvořeny průměrné křivky pro buk lesní (*Fagus sylvatica*) a smrk ztepilý (*Picea abies*). Pro jedli (*Abies alba*) nebyl k dispozici dostatek vzorků, avšak průměrné křivky pro jedli a smrk spolu zpravidla dobře korelují, takže pro datování jedle byla úspěšně použita křivka smrku. Javor klen (*Acer pseudoplatanus*) byl kvůli nedostatku vzorků datován podle křivky buku, korelace je v tomto případě obecně horší.

Pomocí průměrných křivek byly následně datovány všechny vzorky a byla zhodnocena kvalita a důvěryhodnost výsledků podle metodiky dendrochronologické laboratoře ČZU. Dendrochronologické měření a datování je obtížná disciplína a správnost výstupů je z velké míry úměrná schopnostem a zkušenostem datovače (Grundmann, Bonn et Roloff, 2008). I poté však určité malé množství vzorků nelze prokazatelně nadatovat kvůli jejich problematickému růstu nebo fyzickému poškození vývrty.

Vývrty byly odebrány celkem ze 702 stromů na 14 výzkumných plochách. Z tohoto počtu se 15 ztratilo nebo bylo neměřitelných (např. kvůli rozlámání nebo pootočení). Dalších 126, tedy 17,9 % se nepodařilo zdárně nadatovat. Tyto problematické vzorky byly z další dendrochronologické analýzy vyřazeny. Nakonec se ještě hodnotil počet letokruhů chybějících do středu. Pokud nebyl střed přítomen, ale nejstarší letokruhy svědčily svým zakřivením o jeho blízkosti, použila se průsvitka se soustřednými kružnicemi různých rozestupů k odhadu chybějících letokruhů (Applequist, 1958). Pokud nebylo zakřivení přítomno, strom se nepoužil pro analýzy související s počátkem růstu.

Rekonstrukce disturbanční historie - prakticky

Byly zvoleny dva odlišné přístupy. Jako první byla využita metoda podle Splechtny, Gratzera et Blacka (2005), což je mírně upravená Boundary line (BL) metoda. Oba postupy byly vysvětleny v teoretické části. Po výpočtu procentuální růstové změny pro každý letokruh uvolněných stromů bylo třeba zjistit rovnice boundary line pro jednotlivé druhy stromů. Autoři boundary line metody (Black et Abrams, 2003) uvádí, že soubor pro výpočet BL by měl obsahovat alespoň 50 000 letokruhů. Tuto hranici v našem případě přesahoval pouze buk, pro nějž byla BL rovnice vypočtena pomocí balíku TRADER (Altman et al, 2014) a použita. Její rovnice je:

$$PGC = 2718.7405 * \exp(-7.3807 * PG) + 743.78 * \exp(-1.1132 * PG)$$

PGC (percentage growth change) značí procentuální růstovou změnu a PG (prior growth) předchozí růst, tedy průměrnou rychlost růstu za předchozí desetiletí [%]. U zbylých třech druhů bylo k dispozici výrazně méně letokruhů. Pro smrk i jedli byly využity rovnice, které Splechtna, Gratzera et Black (2005) vypočetli z velkých souborů dat. Obě tyto rovnice dávají na celém rozsahu předchozího růstu mírně vyšší hodnoty procentuální růstové změny než rovnice vypočtené z našich dat. To je vhodné, protože menší soubor dat pravděpodobně neobsahuje maximální hodnoty. BL rovnice podle zmíněné studie jsou:

$$\text{jedle: } PGC = 131.8 + 1012.6 * \exp(-1.603 * PG) - 16.8078 * PG$$

$$\text{smrk: } PGC = 130.8732 + 1399.4031 * \exp(-2.4804 * PG) - 17.2694$$

V příloze lze vidět grafické porovnání těchto rovnic s rovnicemi vypočtenými z našich dat (přílohy č. 1 a 2). Boundary line rovnice pro javor klen se v žádné studii dosud neřešila, protože tento druh se na výzkumných lokalitách ve smíšených i listnatých lesích vyskytuje sice pravidelně, ale vždy přimíšeně v malých počtech a nikdy nemívá převahu. Ani z našich dat nebylo možno vytvořit vyhovující BL rovnici. Proto byla použita rovnice buku, která vizuálně vyhovuje nejvíce.

Porovnáním procentuálních růstových změn s maximy udanými rovnicí BL se následně hledají vedlejší a hlavní uvolnění. Výpočet uvolnění byl prováděn pomocí R skriptu RD (release detection) program od V. Trotsiuka z ČZU (interní nepublikovaný dokument). Při tom se opíráme o několik kritérií. Intervaly jsou pro vedlejší uvolnění 20-49,9 PGC a pro hlavní uvolnění >50 PGC. 20 % a 50 % jsou prahové hodnoty použité v několika studiích, například Nagel, Levanic et Diaci (2007) nebo Holeksa et al (2016). Dále musely šířky letokruhů po uvolnění převyšovat desetiletý klouzavý průměr před datem uvolnění po dobu alespoň 7 let (Fraver, White et Seymour, 2009). Aby se zabránilo nadhodnocování disturbancí

kvůli reakcím stromů korunového patra na uvolněný boční prostor, stanovil se práh maximální výčetní tloušťky pro akceptaci uvolnění. Poté, co strom doroste tohoto prahu, bývá již zpravidla zároveň v korunovém patře, proto jsou další možná uvolnění po jeho dosažení zamítnuta. Janda et al (2016) vypočetl hodnotu tohoto prahu pro smrk ztepilý (*Picea abies*) na 23 cm a potvrdil, že podobná hodnota je použitelná i pro ostatní druhy (P. Janda ČZU, osobní sdělení). Více uvolnění pro jeden strom splňujících kritéria je v tomto případě jako u jiných studií přijato, protože jednotlivé stromy často potřebují více než jedno uvolnění k dosažení korunového patra (Lorimet et Frelich, 1989).

Druhý trend svědčící o disturbanci je počáteční růst v gapu (gap origin), který se projevuje širokými letokruhy na začátku chronologie (Lorimet et Frelich, 1989). Splechtna, Gratzner et Black (2005) zjistili, že existuje jen malý překryv v recentní rychlosti růstu (průměrná rychlost 10 posledních let) mezi stromy označenými v terénu jako uvolněné a potlačené. Tím pádem lze stanovit práh, který by tyto kategorie od sebe odděloval. Ve zmíněné studii se hledaný práh vypočetl jako horní 95. percentil rychlosti růstu potlačených stromů. Pro buk lesní (*Fagus sylvatica*) dosáhl hodnoty 0,75 mm, pro smrk ztepilý (*Picea abies*) a jedli bělokorou (*Abies alba*) pak 1,1 mm. Tyto prahové hodnoty byly použity a porovnávaly se s průměrnou rychlostí růstu za prvních 15 let (Trotsiuk et al, 2014). Javoru klenu (*Acer pseudoplatanus*) se opět nikdo nevěnoval, takže pro něj bylo přijato kritérium pro buk. Další studie uvádí podobné hodnoty, které se pohybují okolo 1 mm. Firm, Nagel et Diaci (2009): 0,86 mm pro buk a smrk a 1,0 mm pro jedli, Trotsiuk et al (2014): 1,3 mm pro smrk.

Výsledky jsem vizuálně zkontroloval, značné množství událostí nebylo datováno zcela přesně a řada indikovaných uvolnění byla diskutabilní. Opravil jsem však jen pár hrubých chyb ve snaze udržet míru intervence do metody na nízkém stupni.

Informace získané z historie jednotlivých stromů byly následně zpracovány na úrovni celé plochy. Byly sdruženy po desetiletích a převedeny na procenta vydělením počtem stromů, pro které máme z daného desetiletí data, tedy hloubkou vzorku. Informace pak udává, kolik procent stromů prodělalo v daném desetiletí uvolnění, což přímo úměrně souvisí s množstvím stromů odstraněných disturbancí. Z výsledků byly sestaveny grafy pro každou plochu, souhrnně pro celou lokalitu i zvlášť pro dvě skupiny ploch, které vykazovaly odlišnou historii.

Kvůli vysoké míře chybovosti včetně nejednoznačných i nepravidelných růstových trendů ve smyslu Frelicha (2002) byl v druhém kroku zvolen přístup právě opačný, totiž

snaha o maximální přesnost výsledků zapojením osobní kontroly všech chronologií. Kritéria byla odlišná. U každého stromu se hledalo jedno uvolnění, které znamenalo finální vstup do korunového patra, tedy takové, po němž nenásledovalo žádné potlačení a přírůstky zůstávaly poměrně vysoké. Ve sporných případech se přihlíželo ke zvolené maximální horní hranici DBH 23 cm. Pokud měl strom vysoké přírůstky (průměrná hodnota kolem 0,8 mm a více) na začátku a pak nedošlo k potlačení, zaznamenal se u něj gap origin. Problematické jsou stromy, u nichž velký kus vzorku chybí, nejčastěji kvůli hnilobě. Pokud na existujícím úseku došlo k potlačení a následnému uvolnění, byl přijat letopočet uvolnění. Pokud byl růst od začátku rychlý bez výrazného potlačení, strom byl z analýzy vyřazen, protože nešlo určit, kdy se dostal do korunového patra.

Jako datum uvolnění se stanovil rok, kdy strom začal zrychlovat růst po potlačení a přiblížil se k hodnotě 0,8 mm, nikoli místo, kde byla růstová změna nejvyšší, jako v předchozím případě. Díky tomu se zpřesnila identifikace distrubancí. Potlačení se rozuměl úsek alespoň zhruba 10 let, kdy průměrná rychlost růstu poklesla na hodnoty pod 0,5 mm. U pár desítek (do 30) vzorků nebylo možno ani při vizuálním hodnocení posoudit, co přesně se s nimi dělo. Nejspornější je případ pozvolného zvyšování rychlosti růstu v rozmezí několika dekád. Upozorňuje na něj i Frelich (2002). Za datum uvolnění jsem určil místo, které mi připadalo jako nejpravděpodobnější. Individuální korekce využil například také Čada et al. (2016) a upozorňuje na jejich přínos ke zpřesnění výsledků. Ve své studii konkrétně 38 % případů vyloučil a 14 % přijal.

Když jsme získali pro každý strom jedno datum jeho nejpravděpodobnějšího vstupu do korunového patra, počítali jsme následně aktuální plochu koruny pro všechny stromy. U deseti jedinců na každé ploše, od nichž máme k dispozici kromě DBH také šířku koruny ve dvou na sobě kolmých osách, lze plochu koruny počítat přímo. Těmito daty byla proložena spojnice trendu a dopočteny plochy korun pro ostatní stromy.

Aktuální korunová plocha stromu byla přiřazena k roku jeho uvolnění a plochy všech dotčených korun se sdružily po desetiletích. Zároveň se počítala maximální dostupná plocha korun, která v daném desetiletí mohla zaznamenat distrubanci, tedy hloubka vzorku převedená na plochu korun. Vydělením obou čísel jsme získali procento zasažené korunové plochy v každém desetiletí a to jsme vynesli do grafu. Tuto metodu s úspěchem použil Trotsiuk et al. (2014) nebo Janda et al. (2016). S její pomocí se zohlední rozdílná velikost jednotlivých stromů. Mnoho mladých stromů zaznamenalo v 2. polovině 20. století uvolnění,

ale jejich korunová plocha je malá oproti starým stromům. Při vyjádření na procento zasažených stromů dochází k nadhodnocování intenzity disturbancí z nedávné doby (Janda et al., 2016).

Finálním produktem rekonstrukce disturbanční historie je pro každou plochu graf, který udává procenta disturbované korunové plochy po desetiletích. V nejstarší minulosti plochy, kde je dostupných jen pár stromů, roste význam náhody a nepřesnost výsledků. Proto se graf zpravidla uřízne tam, kde hloubka vzorku poklesne pod určitou hranici. Například Trotsiuk, Hobi et Commarmot (2012) ukončovali grafy, když hloubka vzorku poklesla pod 9 stromů, u Čady et al. (2016) to bylo 7 stromů. V našem případě by hranice 7 stromů pro většinu ploch vyhovovala, ale u některých by odstranila zásadní část informací. Jako nejvhodnější byla zvolena hranice 4 a více stromů, která postačuje k odstranění zavádějících vysokých hodnot na začátcích některých grafů.

Následně jsem disturbance souhrnně vyhodnotil pomocí dvou ukazatelů. Pro každou plochu jsem sečetl procenta disturbované plochy za celou historii, což dává hrubou představu o intenzitě disturbančního režimu. A dále jsem identifikoval nejsilnější disturbanční událost (a dobu od ní) na každé ploše jako nejvyšší procentuální součet jednoho desetiletí (d) + $\frac{3}{4}$ z desetiletí předcházejícího i následujícího.

$$\text{dist}_{\max} = d + 0,75 * (d-1) + 0,75 * (d+1)$$

Svědectví o jedné události se v grafech může bez problémů projevit ve třech následných desetiletích, proto by samotný nejvyšší sloupec intenzitu největší disturbance podhodnocoval. Janda et al. (2016) zvolil podobný přístup, když pro charakterizaci jednotlivé disturbanční události použil maximální 30 letý součet zasažené plochy. Tím pro dané období zanedbal podíl pozardového odumírání jednotlivých stromů. Plochy KOR_006_1 až KOR_008_2 byly zasaženy extrémní disturbancí kolem roku 1830. Ve výsledcích se tato událost rozmělnila do 3 desetiletí. Mnoho nových stromů začalo v následujících dvou dekadách růst a vykazovalo gap origin. Proto součet plochy disturbovaného korunového patra 3 desetiletí 1820-1849 pro některé plochy přesahuje 100 %. Jedna událost však nemůže odstranit více než 100 % korunového patra, provedl jsem tedy v těchto případech korekci a 100 % nastavil jako maximální součet oněch 3 dekad.

Z výsledků se ukázalo, že dvě skupiny ploch mají zcela odlišnou historii. Dále proto byly mezi těmito dvěma skupinami porovnávány strukturní charakteristiky porostů. Sestavil jsem koláčové grafy druhového složení s ohledem na DBH (4 kategorie DBH: 60-300 mm,

301-500 mm, 501-700 mm a nad 700 mm) a pyramidové grafy rozložení DBH. Vypočítal jsem procentuální zastoupení velkých stromů v kategoriích DBH 501-700 mm a nad 700 mm. Vytvořil jsem graf zmlazení v rozmezí 0,5 m výšky až 6cm DBH. Vypočítal jsem množství mrtvého dřeva na plochách podle vzorce z Van Wagnera (1968):

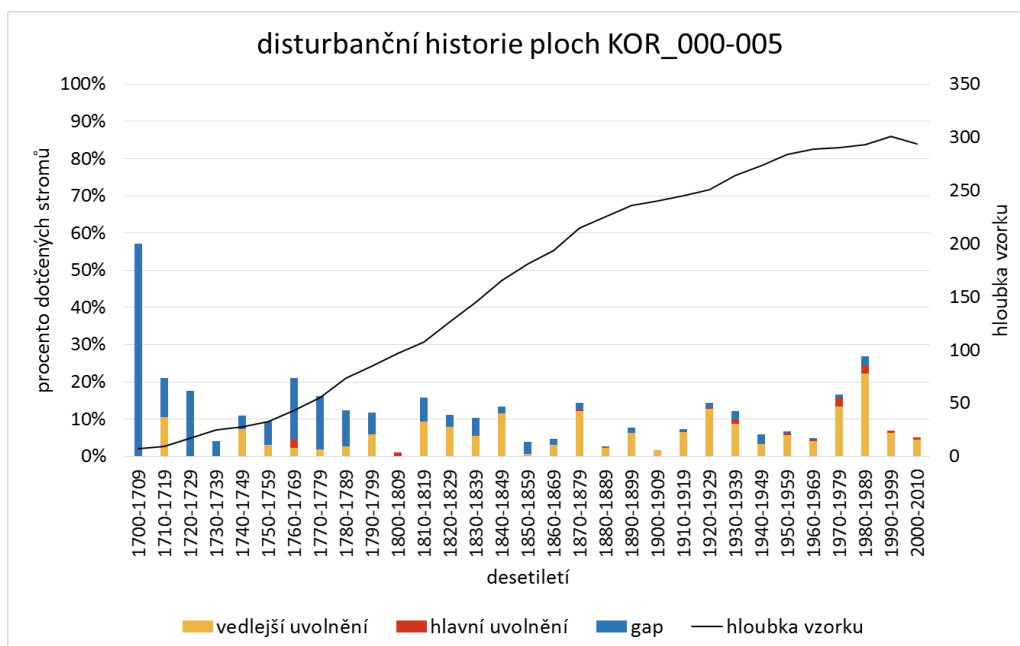
$$V = \pi^2 \sum d^2 / 8L$$

d značí průměr kusu dřeva v cm a L je délka všech sčítacích transektů, tedy $5 \cdot 20 \text{ m} = 100 \text{ m}$. Výsledek udává objem mrtvého dřeva v m^3/ha . Také jsem sestavil pyramidy rozložení DBH. Věková struktura nebyla oproti plánu analyzována, protože většina velkých stromů měla vyhnílý střed, takže by musela být z analýzy vyřazena a výsledek by proto nebyl reprezentativní. Nakonec byla vhodnými statistickými testy ověřována průkaznost rozdílů mezi skupinami ploch.

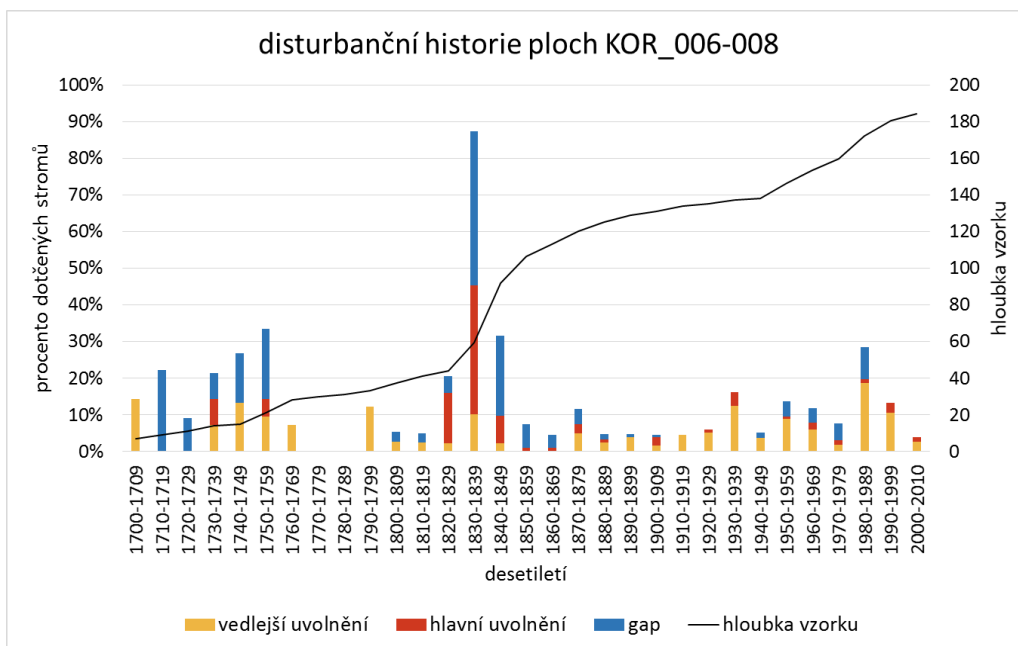
VÝSLEDKY

Disturbanční historie – I. metoda

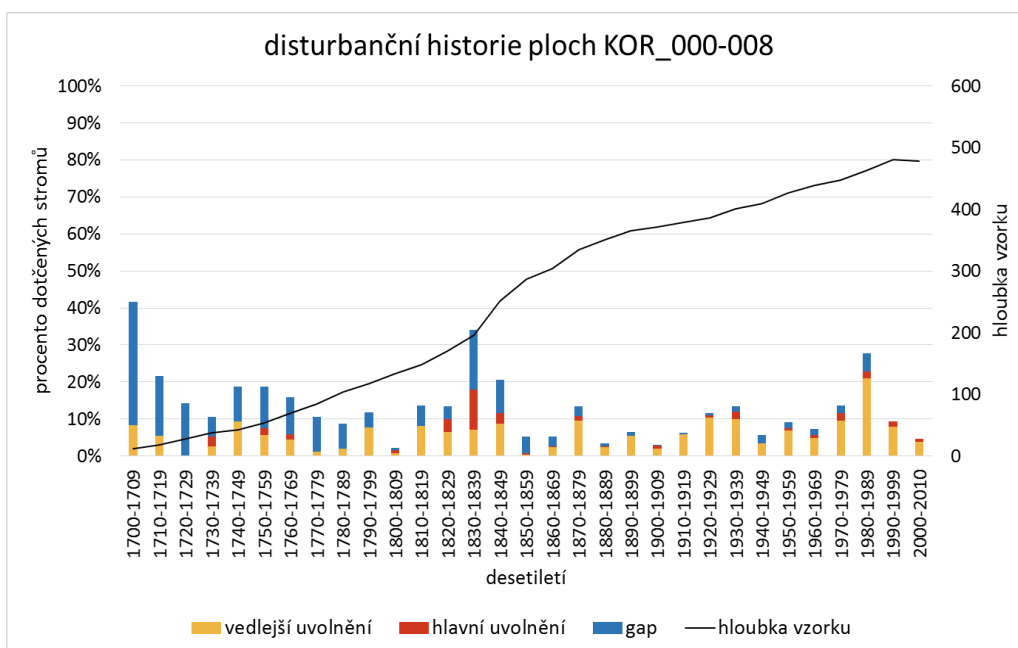
První metoda rekonstrukce disturbanční historie je chápána spíše jako informativní. Tabulka s výsledky pro jednotlivé plochy je k vidění v příloze (příloha č. 3). Plochy 000_1 až 005_2 prošly několika slabšími disturbancemi, zatímco plochy 006_1 až 008_2 zasáhla kolem roku 1830 extrémní disturbance, následovaná dlouhým obdobím velmi nízkého narušování. Následují grafy disturbanční historie pro každou ze skupin i pro celou lokalitu dohromady.



Graf č. 4. Historie ploch KOR_000-005. Procento stromů vykazujících uvolnění nebo růst v gapu pro dané desetiletí.

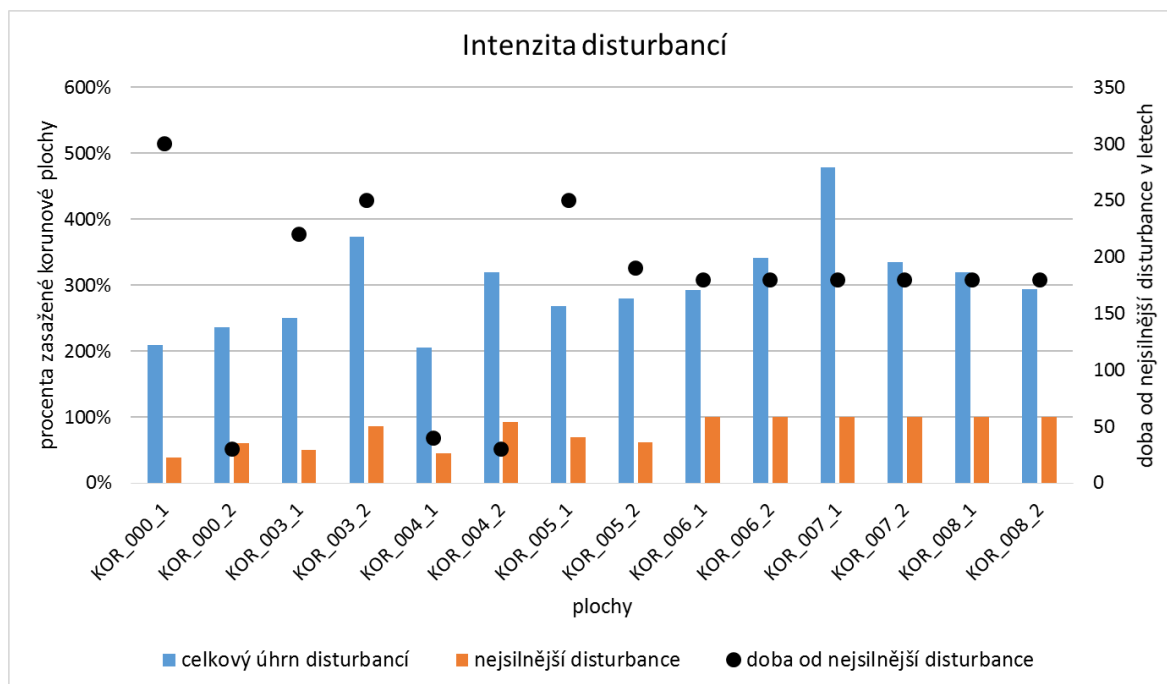


Graf č. 5. Historie ploch KOR_006-008. Procento stromů vykazujících uvolnění nebo růst v gapu pro dané desetiletí.



Graf č. 6. Historie všech ploch dohromady. Procento stromů vykazujících uvolnění nebo růst v gapu pro dané desetiletí.

Celkový součet procent disturbované korunové plochy za historii porostu a charakterizace nejsilnější události jsou zobrazeny v grafu č. 7. Zásadní chybnost výsledků, které byly získány pomocí první metody, bude detailně vysvětlena a zhodnocena v diskuzi.

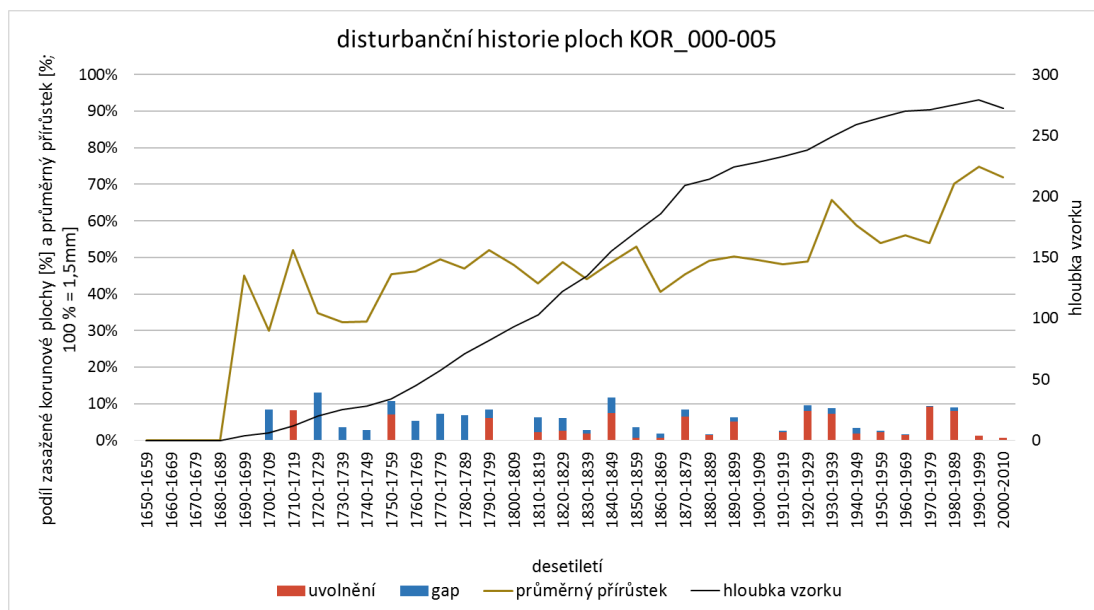


Graf č. 7. Charakteristika disturbančního režimu a nejsilnější události.

Disturbanční historie – II. metoda

Přesnější výsledky by měla podávat druhá použitá metoda. Disturbanční režim bude proto charakterizován na jejím základě. Tabulku s výsledky pro jednotlivé plochy lze opět vidět v příloze (příloha č. 4).

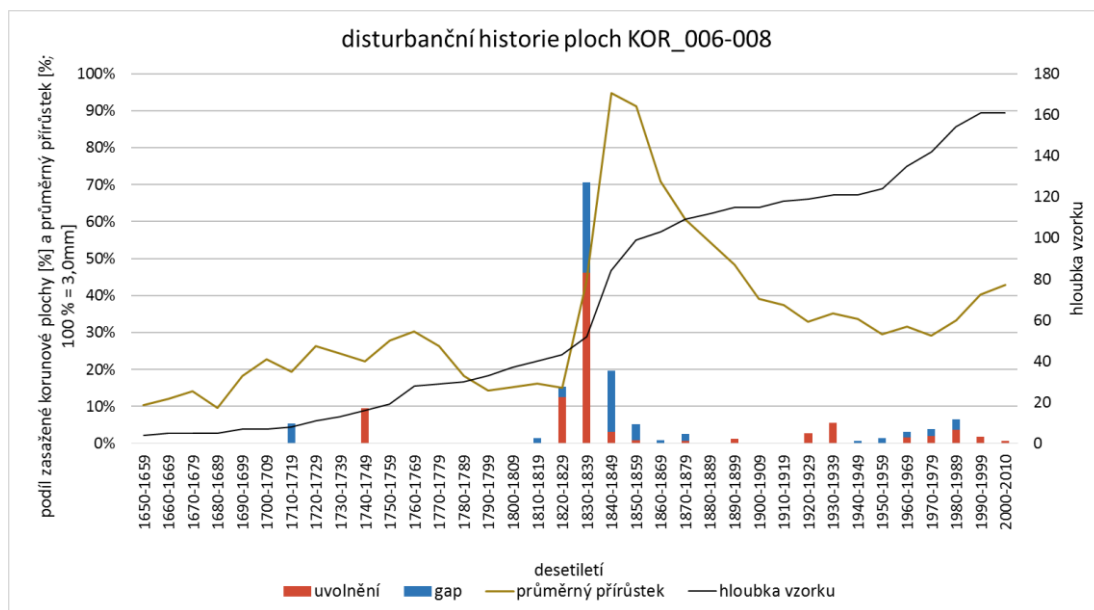
Plochy KOR_000_1 – KOR_005_2 tvoří poměrně homogenní skupinu (nadále bude označovaná jako skupina I), pro kterou je typické, že porost zasáhlo zhruba 4 až 6 slabších disturbancí o síle lehce nad 10 % odstraněného korunového patra a jedna až dvě středně silné, dosahující intenzity 20 - 40 %. Zbytek disturbované plochy připadá na nejslabší disturbance a pozad'ové odumírání jednotlivých stromů, které mají v celkovém úhrnu poměrně malou, ale ne zanedbatelnou váhu. Mezi jednotlivými plochami panuje velká rozdílnost v tom, které disturbance pro ně byly významné. Z toho plyne, že když zpracujeme disturbanční historii pro celou skupinu ploch, budí rozmístění disturbancí dojem mnohem větší rovnoměrnosti v čase a zvyšuje tak opticky význam nejslabších disturbancí a pozad'ové mortality. Je však nutné mít na paměti, že na úrovni jednotlivých ploch je působení disturbancí mnohem více diskontinuitní. Bráno po jednotlivých plochách, průměrně 46 % dekad nezaznamenalo vůbec žádné uvolnění. Souhrnnému grafu jsou rozložením disturbancí nejpodobnější plochy KOR_005_1 a KOR_005_2.



Graf č. 8. Historie ploch KOR_000-005. Podíl zasažené korunové plochy podle desetiletí. Hnědá čára udává desetileté průměry velikosti přírůstek všech stromů rostoucích v daném období. Taková informace je užitečným vodítkem pro interpretaci událostí.

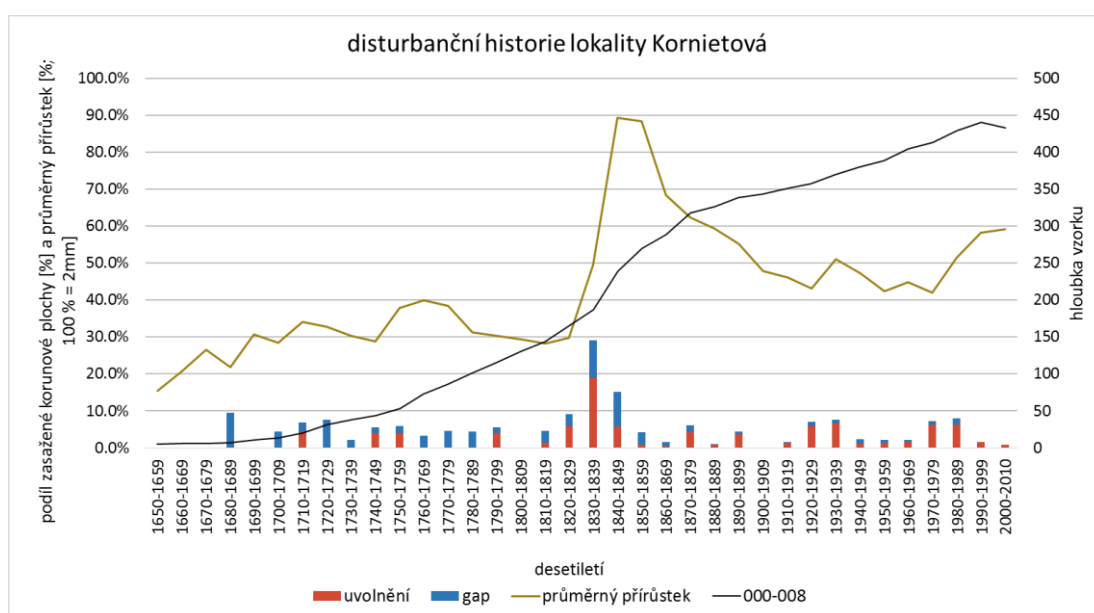
Plochy KOR_006_1 – KOR_008_2 tvoří velice homogenní skupinu (skupina II), která v rozmezí 1820-1849 vykazuje zvýšenou disturbanční aktivitu s peakem v desetiletí 1830-39. Jak bude vysvětleno v diskuzi, plochy byly zasaženy jednou masivní disturbančí kolem roku 1830, která odstranila prakticky celé horní korunové patro. Přežily jen některé původně podúrovňové stromy a uvolnilo se mnoho místa. Na to reagují nové stromy, které začínají růst pod otevřenou oblohou, a množství z nich setrvává od začátku po celý život uvolněné. V následujících 80 letech porosty dospívají a vyvíjí se prakticky nerušeně. Ve 30. letech 20. století jsou 3 plochy zasaženy slabou událostí a obecně se disturbanční aktivita začíná více projevovat až po roce 1960, kdy porosty zasáhly alespoň 2 další slabé události. Význam disturbance roku 1830 potvrzuje i obrovský peak v průměrné rychlosti růstu. Historie ploch KOR_006-008 je zobrazena v grafu č. 9.

Pokud vyjádříme disturbanční historii souhrnně pro všechny výzkumné plochy, výsledkem bude zprůměrování obou diametrálně odlišných trendů. Bez znalosti kontextu by se při pohledu na graf (graf č. 10) nabízela interpretace, že na pozadí poměrně kontinuální mortality byla lokalita zasažena jednou silnou disturbančí, která odstranila zhruba 55 % korunového patra.

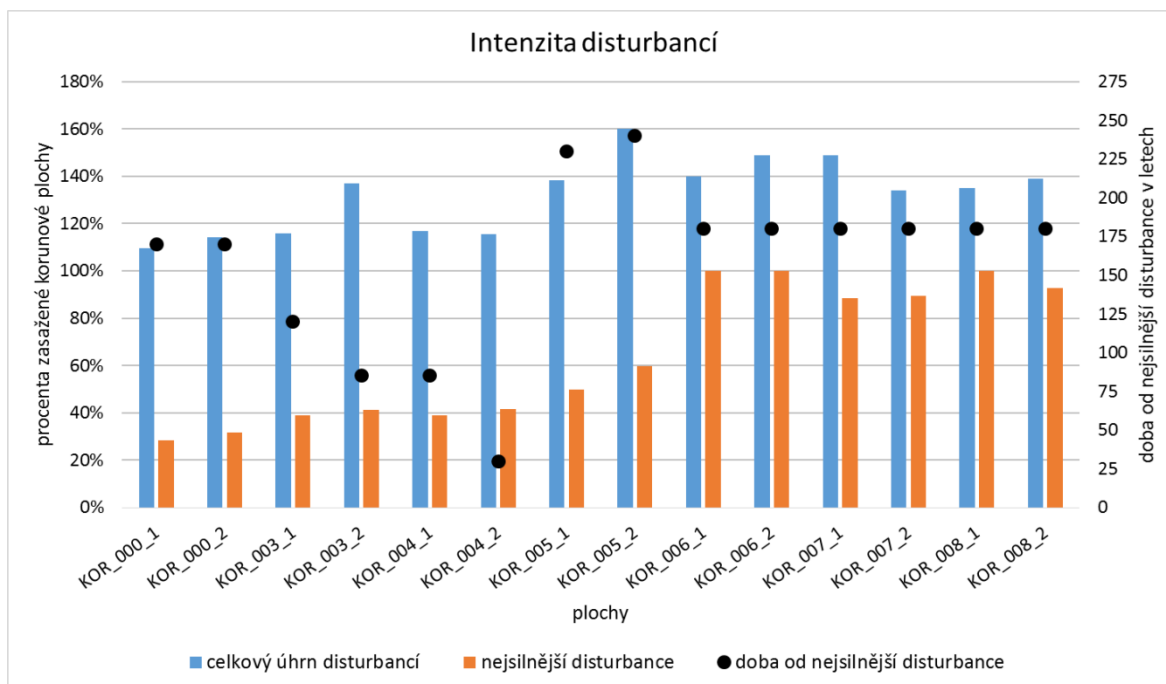


Graf č. 9. Historie ploch KOR_006-008.

Celkový součet procent disturbované korunné plochy za historii porostu a charakterizace nejsilnější události jsou zobrazeny v grafu č. 11. U všech ploch II. skupiny (KOR_006_1 až KOR_008_2) jsou oba ukazatele prakticky totožné. Naopak u ploch I. skupiny vidíme určité rozdíly v intenzitě nejsilnější disturbance, která průměrně zasahovala 41 % (± 10 %) plochy korunného patra. Doba od ní se také liší mezi plochami. Úhrnné disturbance jsou mezi plochami mírně rozdílné, pro I. skupinu je to 126 % (± 17 %) a pro II. skupinu 141 % (± 7 %) zasaženého korunného patra za celou dobu rekonstrukce.



Graf č. 10. Historie všech ploch dohromady

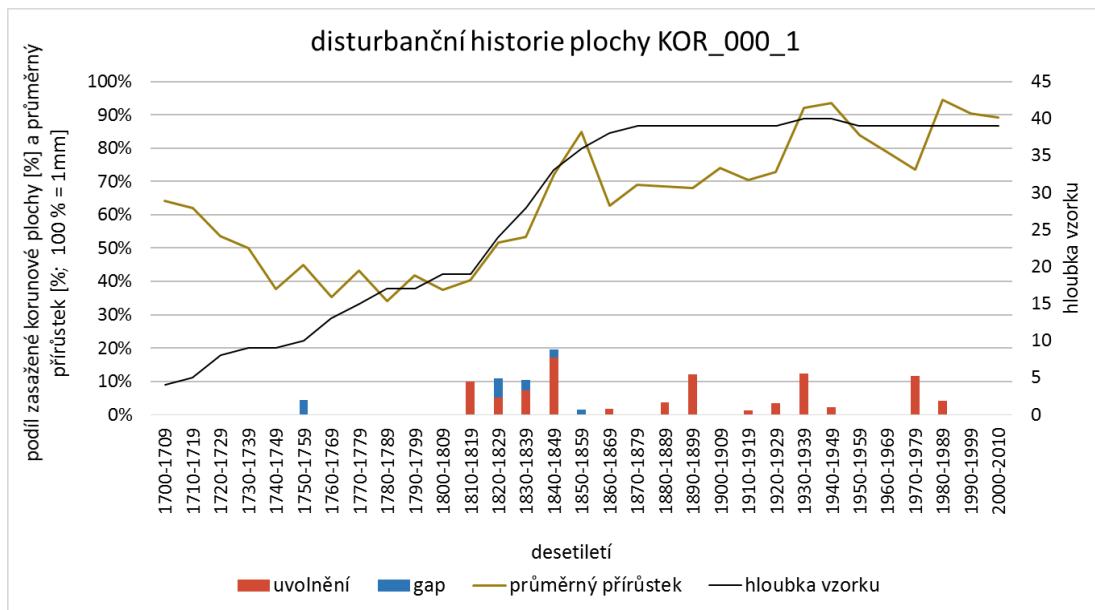


Graf č. 11. Charakteristika disturbančního režimu a nejsilnější události.

Následující disturbanční historie jednotlivých ploch se stručným popisem.

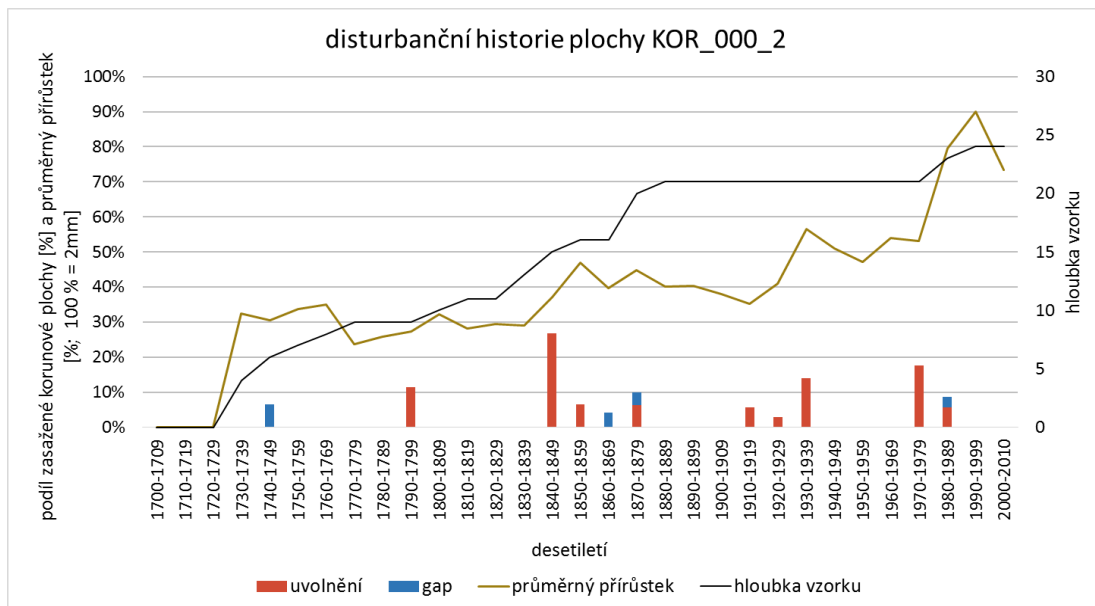
KOR_000_1 (graf č. 12): historie pokrývá období od roku 1700. Porost na ploše byl nejspíše formován 4 slabšími a jednou středně silnou událostí, které jej zasahovaly pravidelně každých zhruba 30 let. 4 desetiletí mezi lety 1810-1850 zaznamenaly zvýšenou disturbanční aktivitu, způsobenou pravděpodobně 2 událostmi, další následovaly kolem roků 1895, 1935 a 1975. Dohromady způsobily 4/5 celkových disturbancí, zbylá 1/5 připadá na pozadřovou dynamiku odumírání jednotlivých stromů. 16 z 31 dekad nezaznamenalo žádnou událost. Nejsilnější disturbance zasáhla kolem 28 % plochy korunnového patra a uběhlo od ní přibližně 165 let.

KOR_000_2 (graf č. 13): historie pokrývá období od roku 1730. Porost vykazuje podobnou minulost jako na předchozí ploše, s níž tvoří klastr. Formován byl 4 slabšími (1795, 1875, 1935, 1975) a jednou středně silnou (1845) disturbancí, které byly celkem rovnoměrně rozložené v průběhu času. Ty dohromady způsobily 7/10 celkových disturbancí, zbytek připadá na pozadřovou dynamiku odumírání jednotlivých stromů. 17 z 28 dekad nezaznamenalo žádnou událost. Nejsilnější disturbance zasáhla kolem 32 % plochy korunnového patra a uběhlo od ní přibližně 170 let.

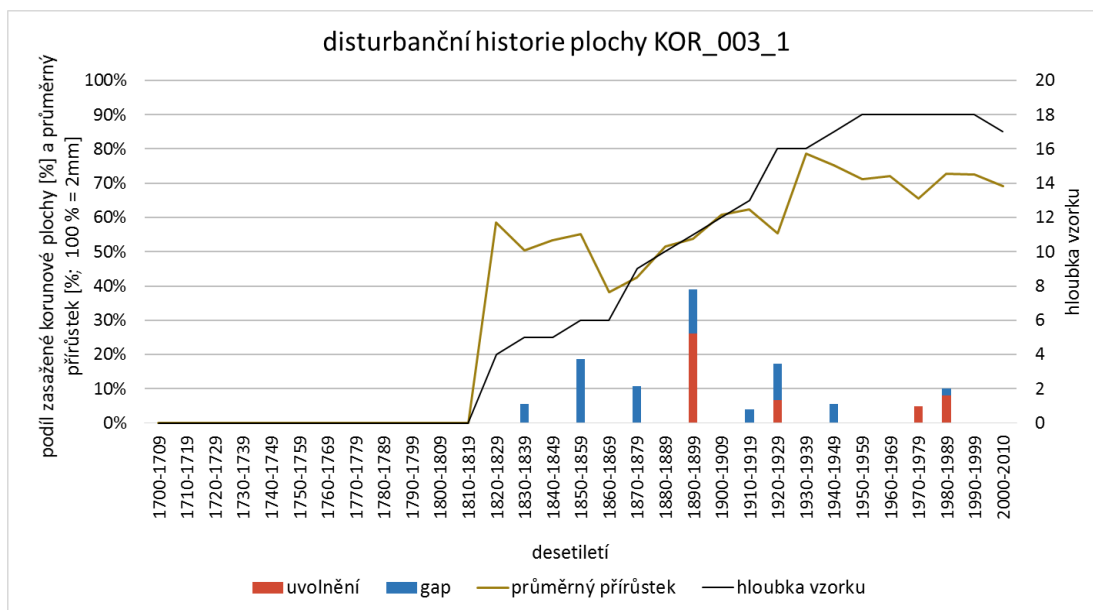


Graf č. 12. Historie plochy KOR_000_1

KOR_003_1 (graf č. 14): historie pokrývá kratší období od roku 1820. Porost byl formován 4 slabšími (1855, 1875, 1925, 1985) a jednou středně silnou (1895) disturbancí, které byly celkem rovnoměrně rozložené v průběhu času. Ty dohromady způsobily 4/5 celkových disturbancí, zbytek připadá na pozadřovou dynamiku odumírání jednotlivých stromů. 10 z 19 dekad nezaznamenalo žádnou událost. Nejsilnější disturbance zasáhla kolem 32 % plochy korunného patra a uběhlo od ní přibližně 170 let.

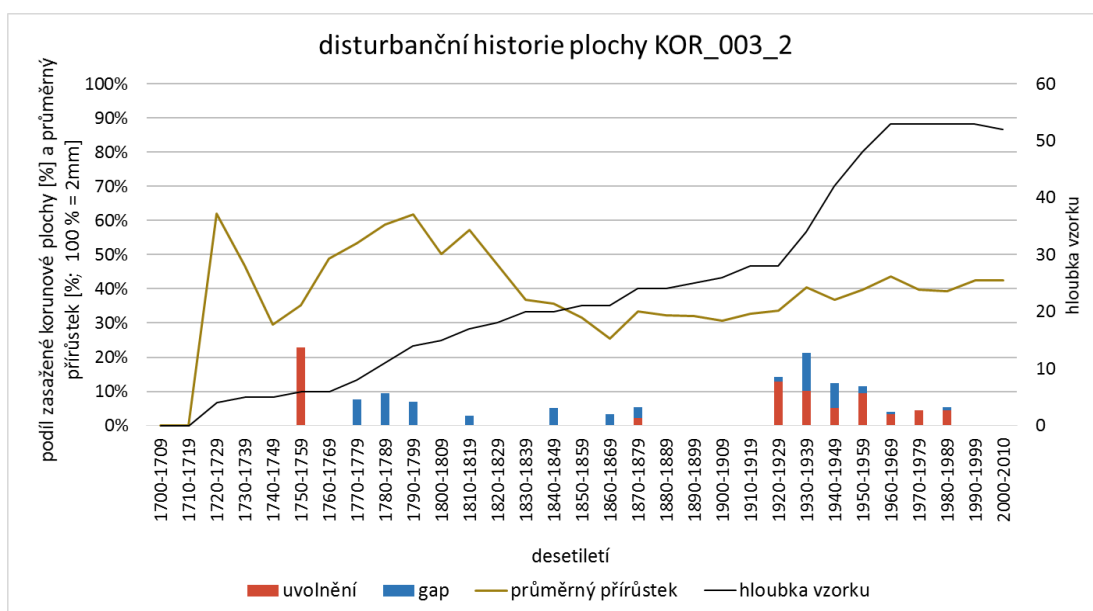


Graf č. 13. Historie plochy KOR_000_2



Graf č. 14. Historie plochy KOR_003_1

KOR_003_2 (graf č. 15): historie pokrývá období od roku 1720 a značně se liší od druhé plochy klastru. Kolem roku 1755 došlo ke středně silné disturbanci, potom mezi 1775 a 1795 zapůsobily pravděpodobně dvě slabé události. Následuje 120 let prakticky bez disturbancí a ve 4 dekadách od roku 1920 je disturbanční aktivita obnovena, pravděpodobně třemi událostmi, z nichž jedna je středně silná. Průměrná rychlost růstu se však překvapivě nezvedá. Tvrzení, kolik disturbanční aktivity připadá na synchronizované události, by v tomto případě bylo sporné. 14 z 29 dekad nezaznamenalo žádnou událost. Nejsilnější disturbance mohla zasáhnout kolem 40 % korunového patra a uběhlo od ní přibližně 85 let.



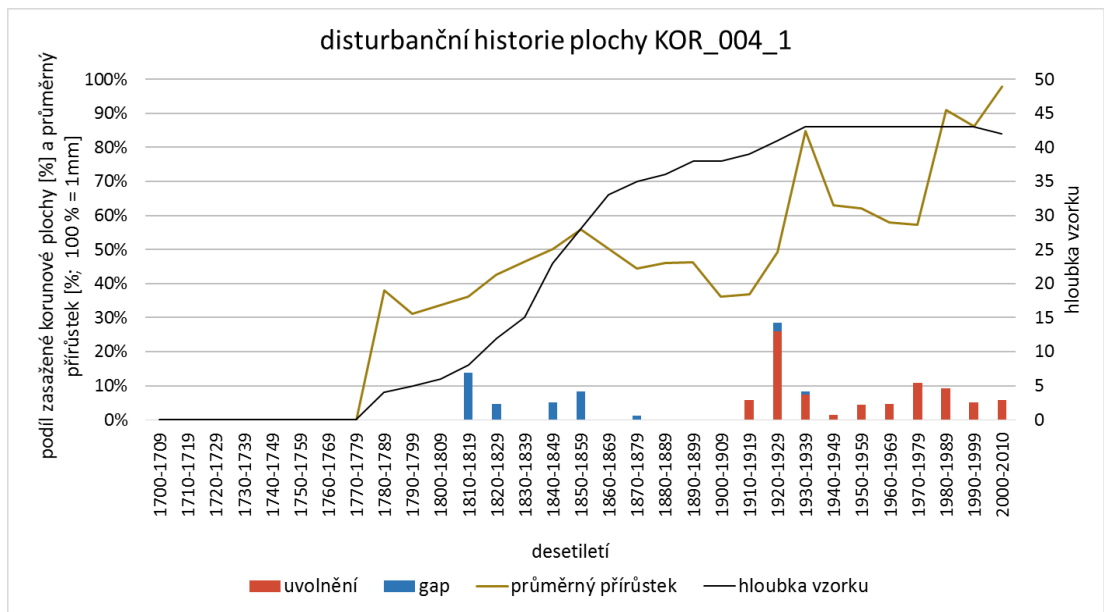
Graf č. 15. Historie plochy KOR_003_2

KOR_004_1 (graf č. 16): historie pokrývá kratší období od roku 1780. Kolem 1815 proběhla jedna slabší událost a kolem 1855 ještě jedna. Většina stromů na ploše začala růst před rokem 1860, ale uvolnění se dočkala až po několika desetiletích. Kolem 1930 proběhla středně silná disturbance a v 2. polovině 20. století je disturbanční aktivita obecně silnější, pravděpodobně v důsledku několika slabších událostí. Těmto poznatků nasvědčuje i výrazné zrychlení průměrné rychlosti růstu na ploše v obou obdobích. Hloubka vzorku se od roku 1930 však již nezvyšuje, takže se uvolnění dočkávají ty stromy, které klíčily kolem poloviny 19. století. 8 z 23 dekad nezaznamenalo žádnou událost. Nejsilnější disturbance zasáhla kolem 40 % plochy korunového patra a uběhlo od ní přibližně 85 let.

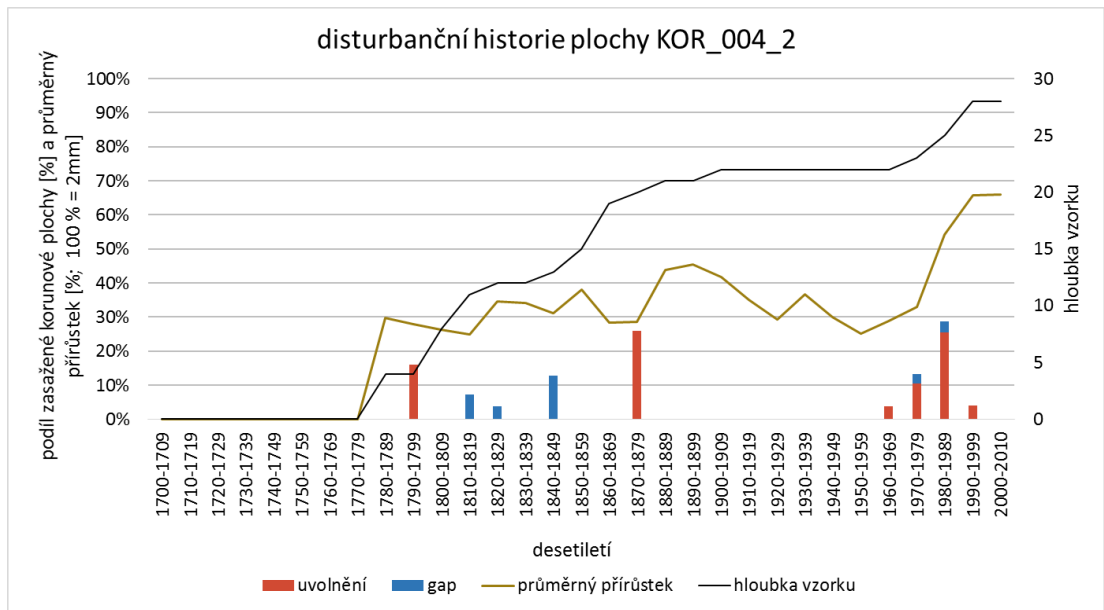
KOR_004_2 (graf č. 17): historie pokrývá kratší období od roku 1780. Rozložení disturbancí se značně liší od první plochy z klastru. Kolem 1795 a 1845 proběhly dvě slabší disturbance, poté kolem 1875 jedna středně silná. Následuje 80 let bez událostí a po roce 1970 jedna středně silná a možná jedna slabší událost. 14 z 23 dekad nezaznamenalo žádnou událost. Nejsilnější byla událost kolem roku 1980 a zasáhla zhruba 40 % plochy korunového patra.

KOR_005_1 (graf č. 18): historie pokrývá období od roku 1750. Prvních přibližně 80 let charakterizuje větší intenzita disturbancí a poté je míra narušování do 5 % za desetiletí s výjimkou slabší disturbance kolem 1875. Průměrná rychlost růstu je v průběhu času téměř konstantní, což také nasvědčuje absenci výraznějších událostí. Značný význam měly tedy podle všeho nejjemnější disturbance a pozad'ové odumírání jednotlivých stromů. Pouze 8 z 26 dekad nezaznamenalo žádnou událost. Od nejsilnější disturbance uběhlo již 230 let a mohla zasáhnout kolem 50 % korunového patra.

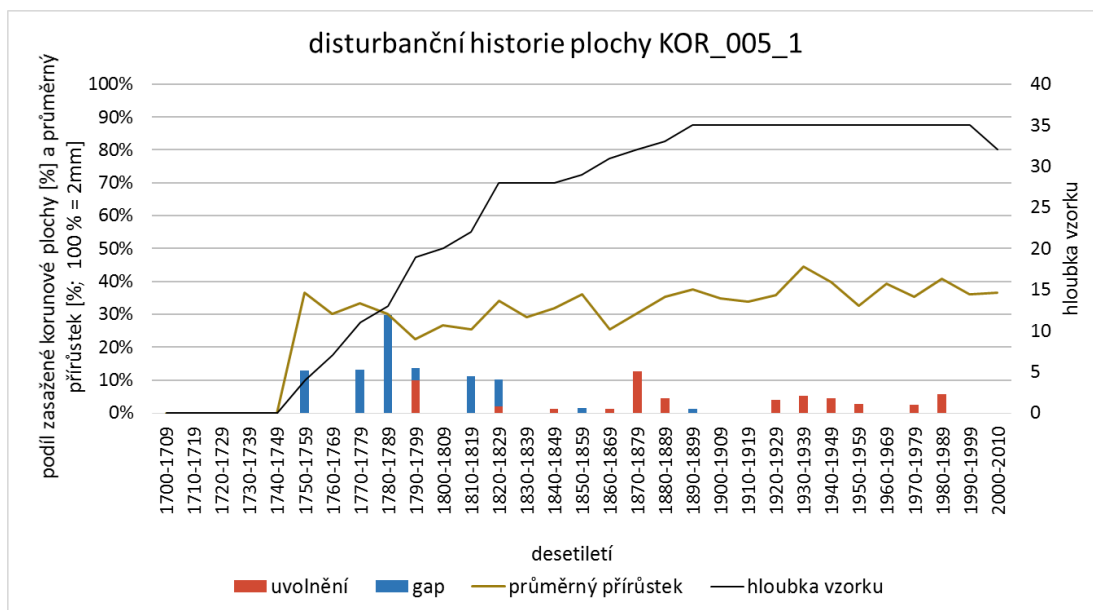
KOR_005_2 (graf č. 19): historie pokrývá kratší období od roku 1760. Na začátku došlo k silnější disturbance a k několika slabším pak došlo kolem 1825, 1845, 1875, 1925 a 1975. Rozložení v průběhu času lze označit za rovnoměrné, byť míra vyrovnanosti je trochu nižší než u předchozí plochy, jak ukazují výkyvy v průměrné rychlosti růstu. I zde měly podle všeho značný význam nejjemnější disturbance a pozad'ové odumírání jednotlivých stromů. Opět pouze 9 z 25 dekad nezaznamenalo žádnou událost. Nejsilnější disturbance zasáhla kolem 60 % plochy korunového patra a uběhlo od ní přibližně 240 let.



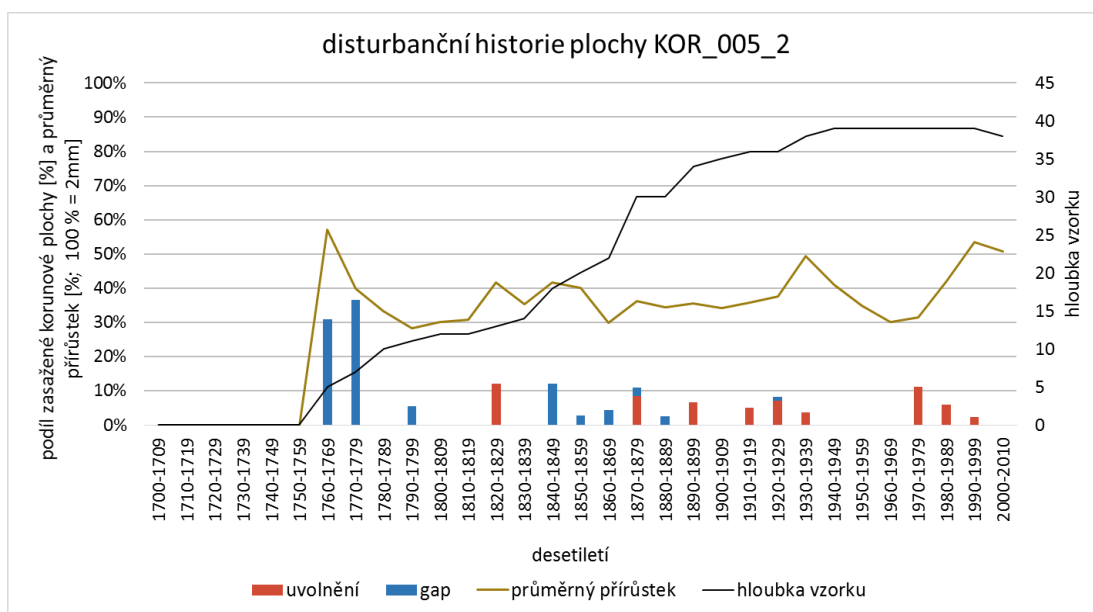
Graf č. 16. Historie plochy KOR_004_1



Graf č. 17. Historie plochy KOR_004_2

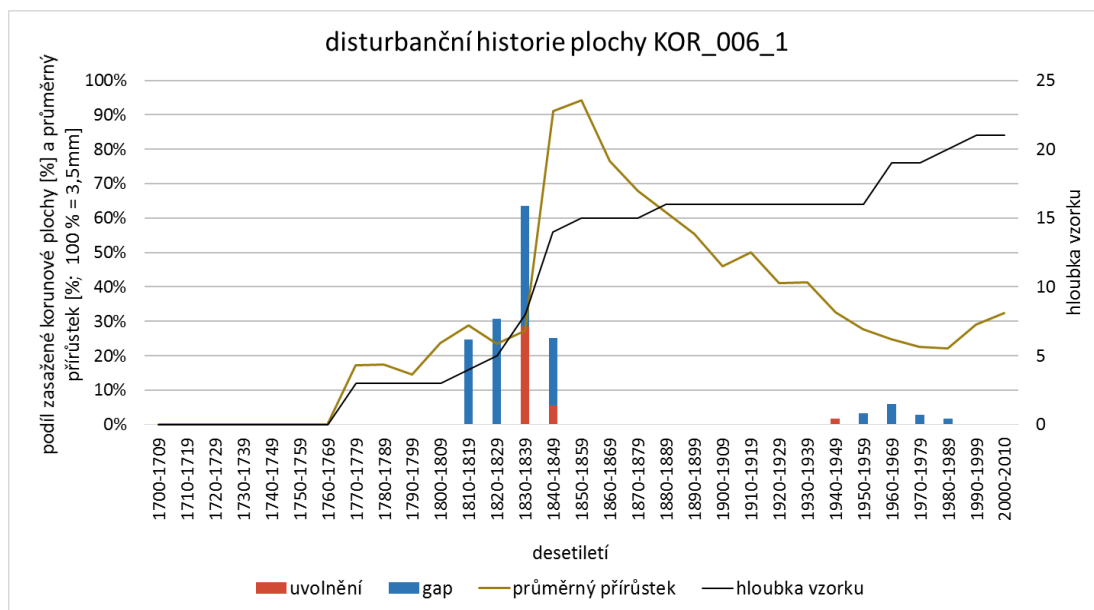


Graf č. 18. Historie plochy KOR_005_1



Graf č. 19. Historie plochy KOR_005_2

KOR_006_1 (graf č. 20): historie pokrývá kratší období přibližně od roku 1770. Kolem roku 1830 zasáhla tuto i následující plochy extrémní disturbance, která odstranila prakticky 100 % korunového patra. Její význam podtrhuje i obrovský peak v rychlosti růstu. Většina stromů na ploše pochází právě z této doby. Poté se 100 let nic významného nedělo, protože mladý porost je málo náchylný k působení vichřic. Teprve kolem roku 1960 vykazuje porost slabou disturbanční aktivitu způsobenou více událostmi. Pozadřová dynamika odumírání jednotlivých stromů se v tomto případě zdá být minimální. 15 z 24 dekád nezaznamenalo žádnou událost.



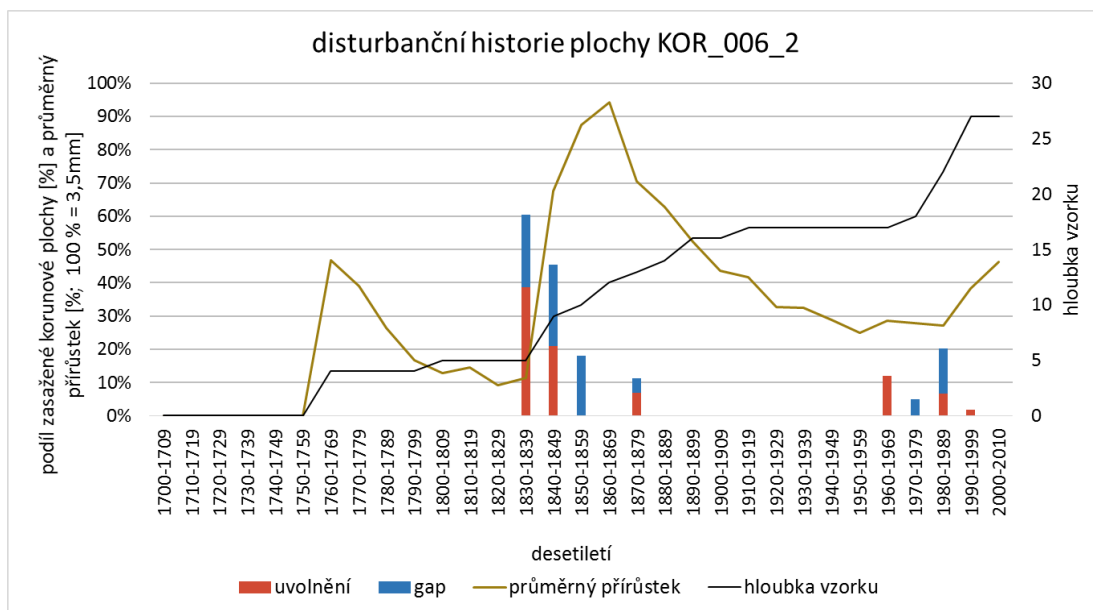
Graf č. 20. Historie plochy KOR_006_1

KOR_006_2 (graf č. 21): historie pokrývá kratší období přibližně od roku 1760. I zde odstranila extrémní disturbance roku 1830 100 % korunového patra. Kolem roku 1875 následuje jedna slabší disturbance a po dlouhé době klidu další kolem 1965 a 1985. Tyto dvě poslední jsou výraznější než v předchozím případě. 17 z 25 dekad nezaznamenalo žádnou událost.

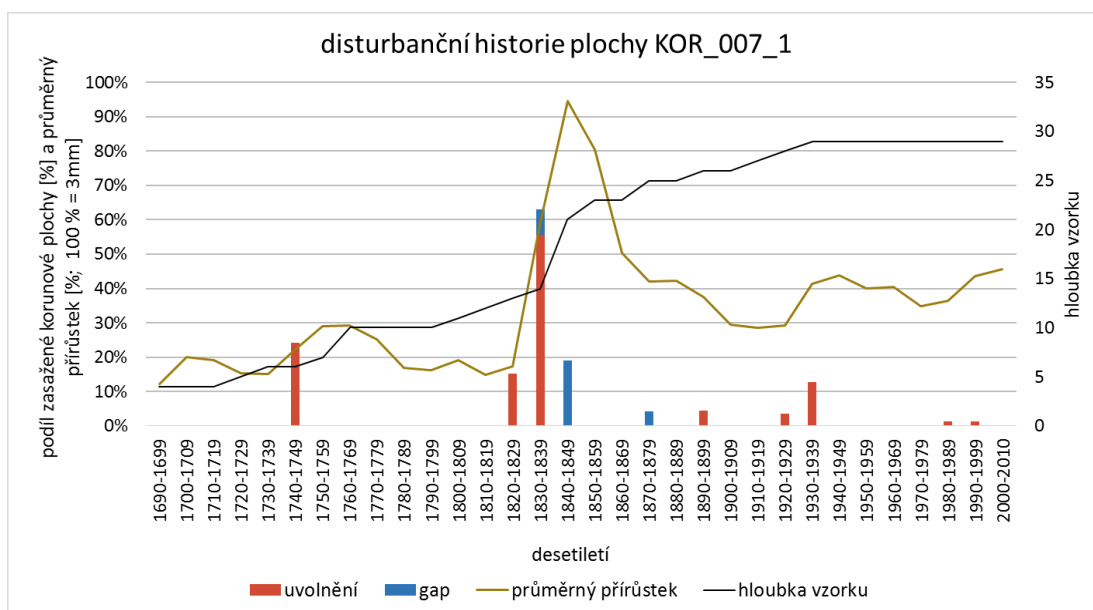
KOR_007_1 (graf č. 22): historie pokrývá nejdelší období přibližně od roku 1690. Kolem roku 1745 proběhla středně silná disturbance. Hlavní událost tentokrát odstranila zhruba 90 % korunového patra. Následuje období téměř bez disturbance s výjimkou v podobě slabší disturbance kolem roku 1930. 22 z 32 dekad nezaznamenalo žádnou událost.

KOR_007_2 (graf č. 23): historie pokrývá období od roku 1720. Opět s přehledem dominuje událost roku 1830 a zasáhla také kolem 90 % korunového patra. Disturbanční aktivita se obnovuje až po roce 1925 v dost slabém a pravidelném rytmu. 17 z 29 dekad nezaznamenalo žádnou událost.

KOR_008_1 (graf č. 24): historie pokrývá kratší období od roku 1800. Extrémní disturbance nyní dosahuje znovu plného 100 %. V následných 110 letech dochází pouze ke 3 disturbancem o rozsahu zhruba 5 % plochy. Kolem 1975 pak zasáhla plochu jedna slabší událost. 11 z 21 dekad nezaznamenalo žádnou událost.

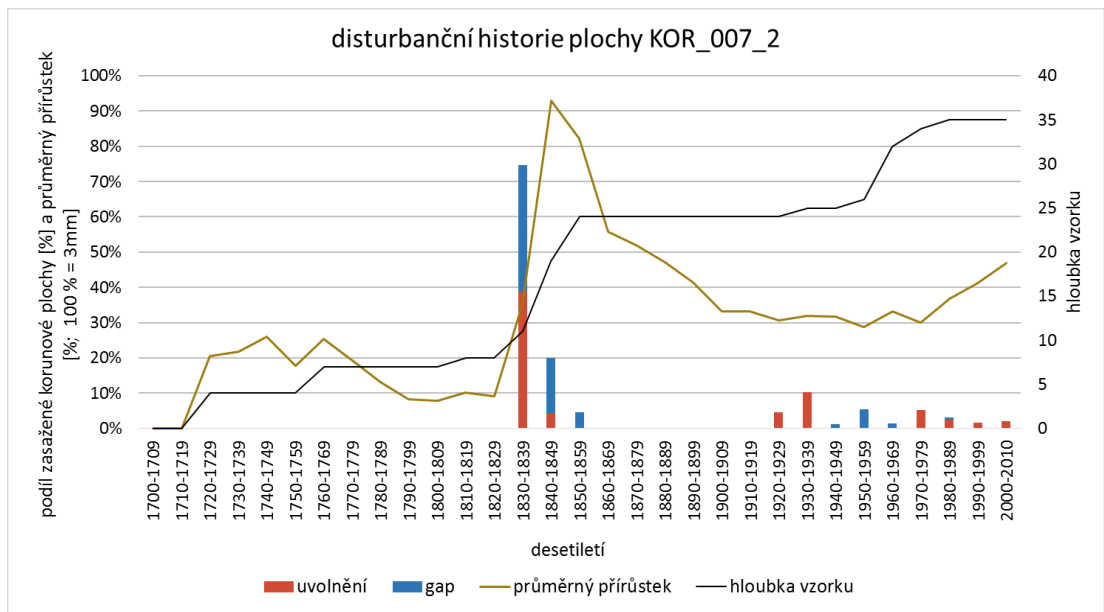


Graf č. 21. Historie plochy KOR_006_2

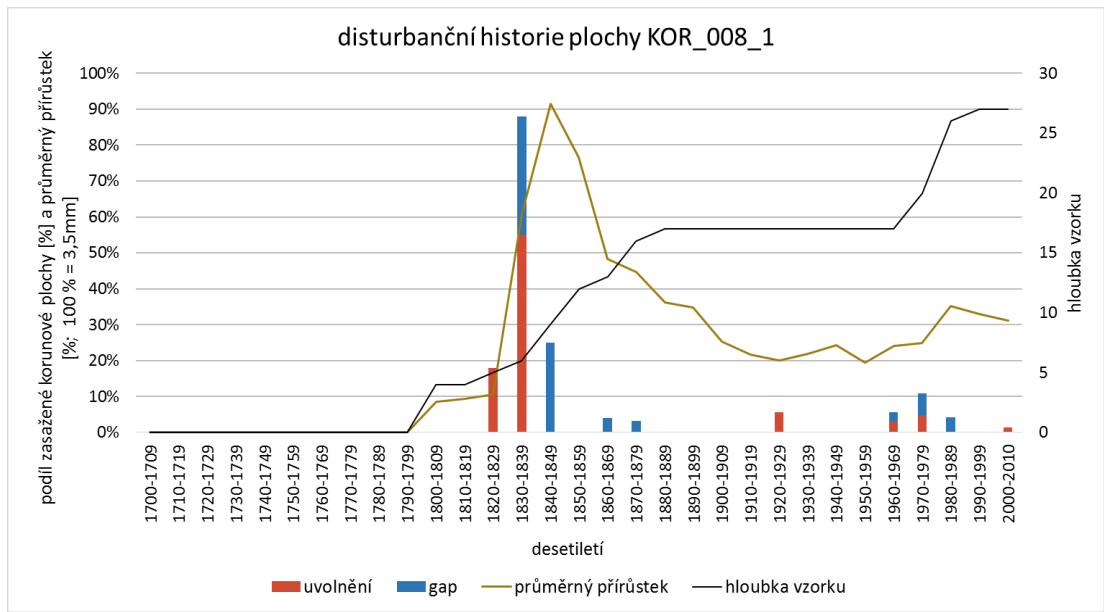


Graf č. 22. Historie plochy KOR_007_1

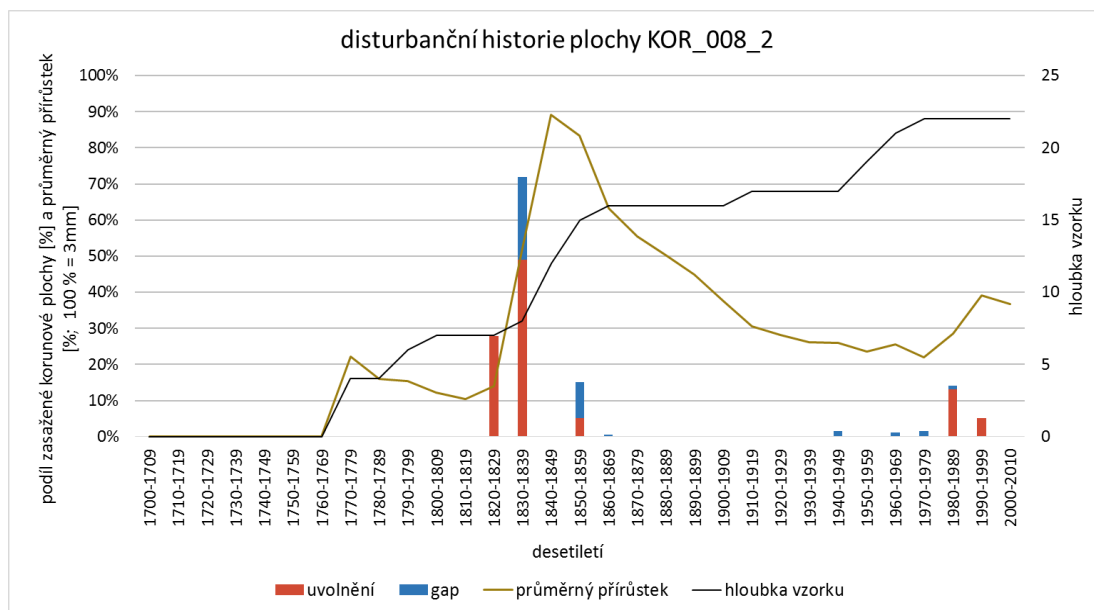
KOR_008_2 (graf č. 25): historie pokrývá kratší období od roku 1770. Kromě hlavní disturbance, která zasáhla 90 % korunového patra, došlo pravděpodobně kolem roku 1855 ke slabší události a k další až kolem 1985. 15 z 24 dekád nezaznamenalo žádnou událost.



Graf č. 23. Historie plochy KOR_007_2



Graf č. 24. Historie plochy KOR_008_1

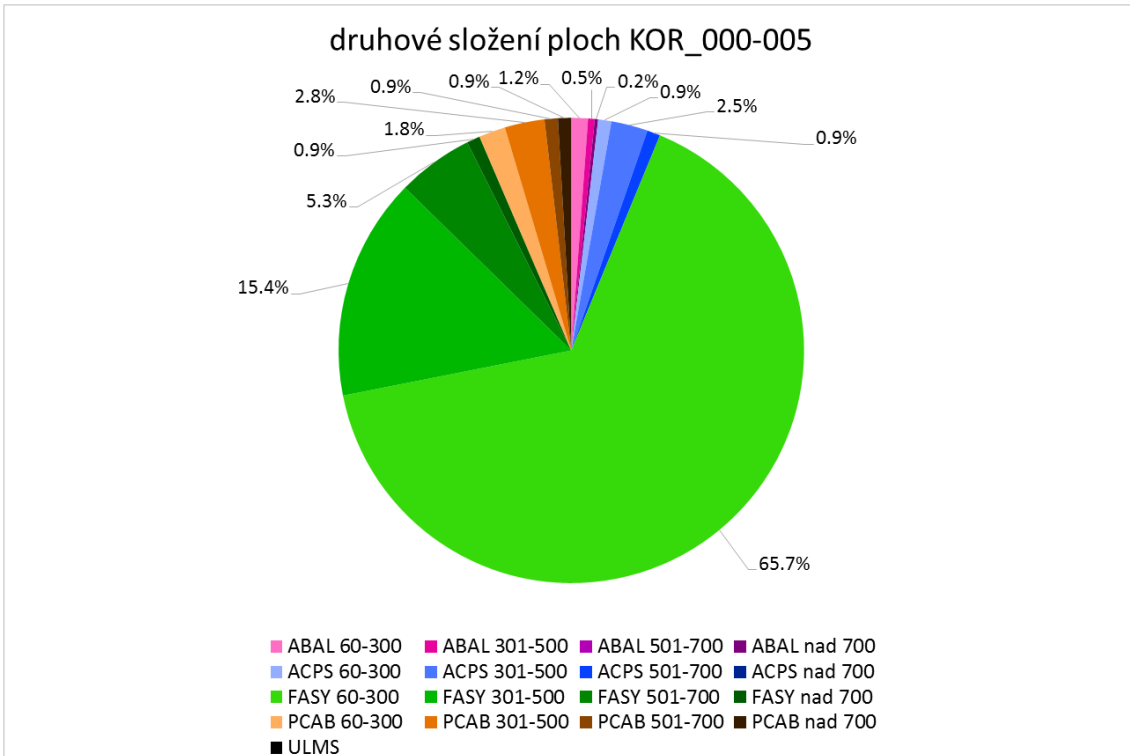


Graf č. 25. Historie plochy KOR_008_2

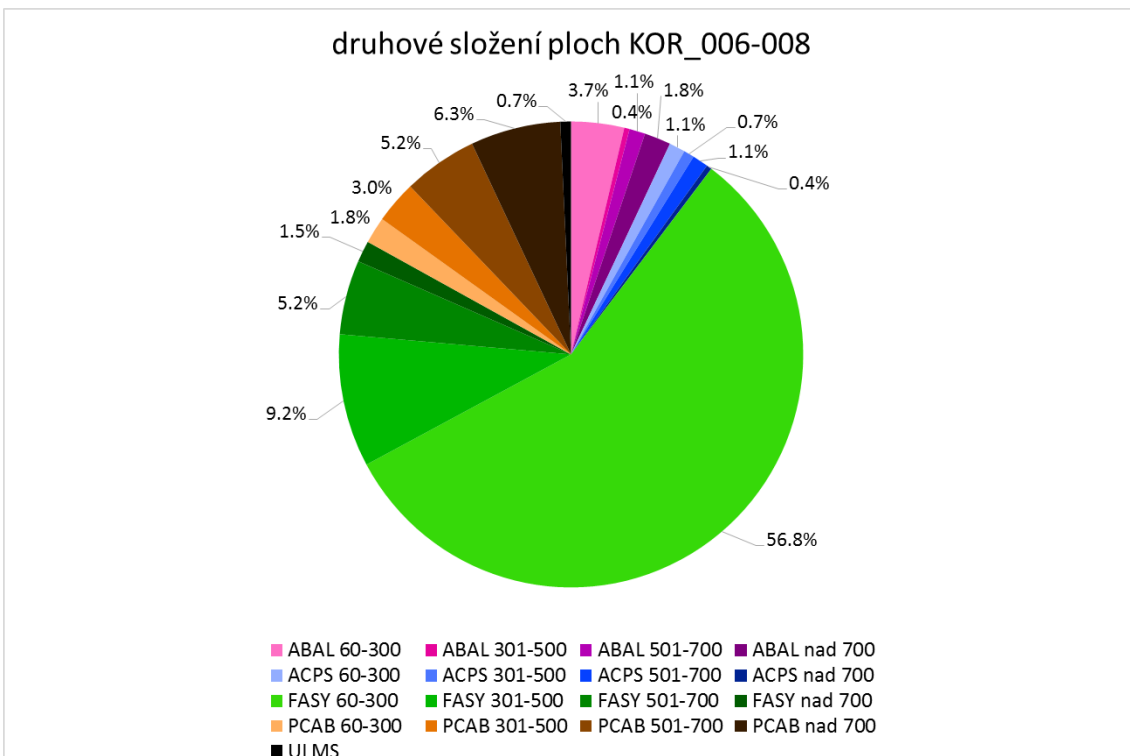
Strukturní data

Na všech plochách kromě klastru KOR_006 jednoznačně dominuje buk (*Fagus sylvatica*). V I. skupině je druhové složení následující: buk 87,3 %, smrk ztepilý (*Picea abies*) 6,5 %, javor klen (*Acer pseudoplatanus*) 4,4 % a jedle bělokorá (*Abies alba*) 1,8 %. II. skupina bez klastru KOR_006: buk 79,9 %, smrk 8,2 %, jedle 6,0 % a javor 4,9 %. V I. skupině je tedy o 7,4 % více buku. V klastru KOR_006 není převaha buku tak výrazná, buky zaujímají 57,5 %, smrky 34,5 % a jedle 9,1 %. Při souhrnném vyjádření po skupinách na koláčových grafech (grafy č. 26 a 27) se zdá, že II. skupina má výrazně větší podíl přimísených druhů. Rozdíl je však způsoben především klastrem KOR_006. Při testování dvouvýběrovým Wilcoxonovým testem po kategoriích druhu a DBH měly pouze 3 z 15 testů p-hodnotu pod 0,05. Fisherův test, porovnávající rozložení průměrných procent, měl p-hodnotu 0,2993. Nelze tedy tvrdit, že by se mezi skupinami prokazatelně lišilo druhové složení.

Zmlazení bylo v souladu s metodikou sčítáno v kategoriích 0,5 – 1,3 m výšky; 1,3 m – 2,5 m a 2,5 m až do výčetní tloušťky 6 cm. Mezi kategoriemi nepanoval žádný zjevný trend ve smyslu, že by některá kategorie obecně převládala. Proto byla data sečtena do jednotného ukazatele zmlazení v rozmezí 0,5 m výšky až 6 cm DBH pro buk (*Fagus sylvatica*) a pro ostatní druhy a vynesena do grafu (graf č. 28). Z grafu není vidět žádný vizuální rozdíl mezi skupinami ploch, kromě ploch KOR_004_2 a KOR_005_1, které vykazují vysoké hustoty zmlazení. Data byla testována dvouvýběrovým Wilcoxonovým

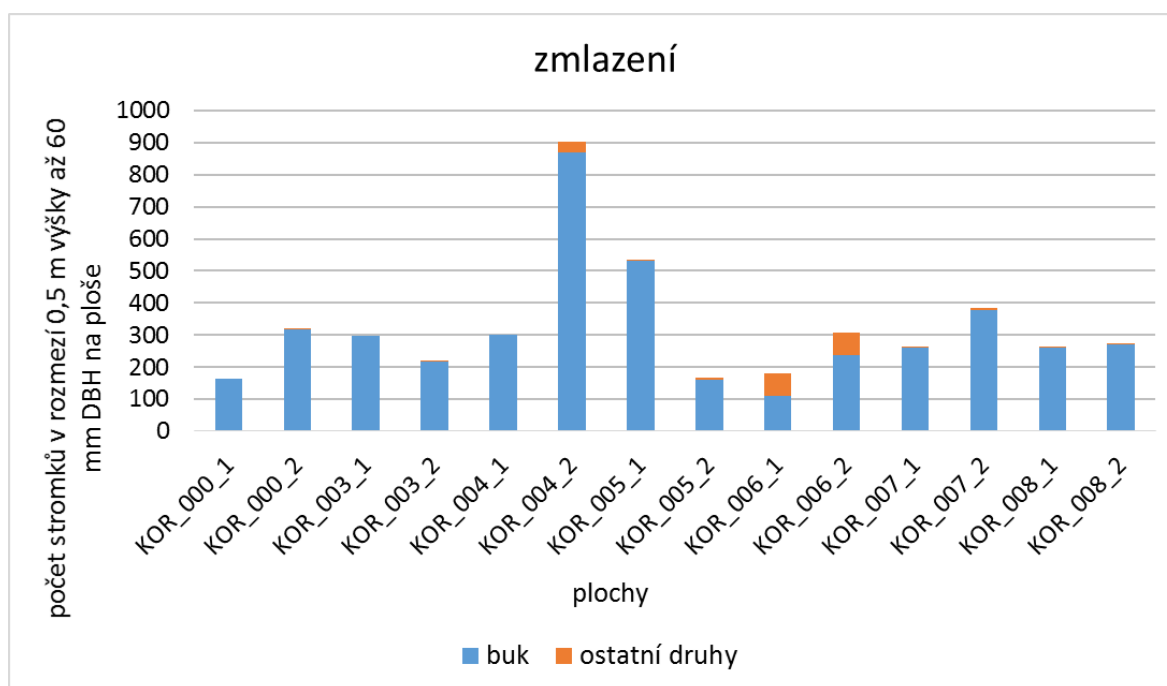


Graf č. 26. Vysvětlení zkratk: ABAL - jedle bělokorá, ACPS – javor klen, FASY – buk lesní, PCAB – smrk ztepilý, ULMS – jilm. Čísla za zkratkami udávají intervaly DBH v mm.



Graf č. 27. Legenda viz předchozí graf.

testem a na hladině významnosti α 0,05 dala p-hodnotu 0,8518, takže se neprokázal žádný rozdíl v míře zmlazení mezi skupinami. Na všech plochách kromě klastru KOR_006 dominuje ve zmlazení buk. Další druhy zaujímají jen nepatrné příměsi. V klastru KOR_006 tvoří buk 70,8 % zmlazení, smrk 25,6 % a jedle 3,3 %. Zajímavé je porovnat zastoupení jednotlivých druhů v dospělém porostu a ve zmlazení (tab. č. 29). V klastru KOR_006 i na ostatních plochách to vypadá, že dochází k výraznému posilování dominance buku. Na ostatních plochách mají ve zmlazení jiné druhy zcela minoritní výskyt, zatímco v porostu určitý podíl ještě zaujímají.

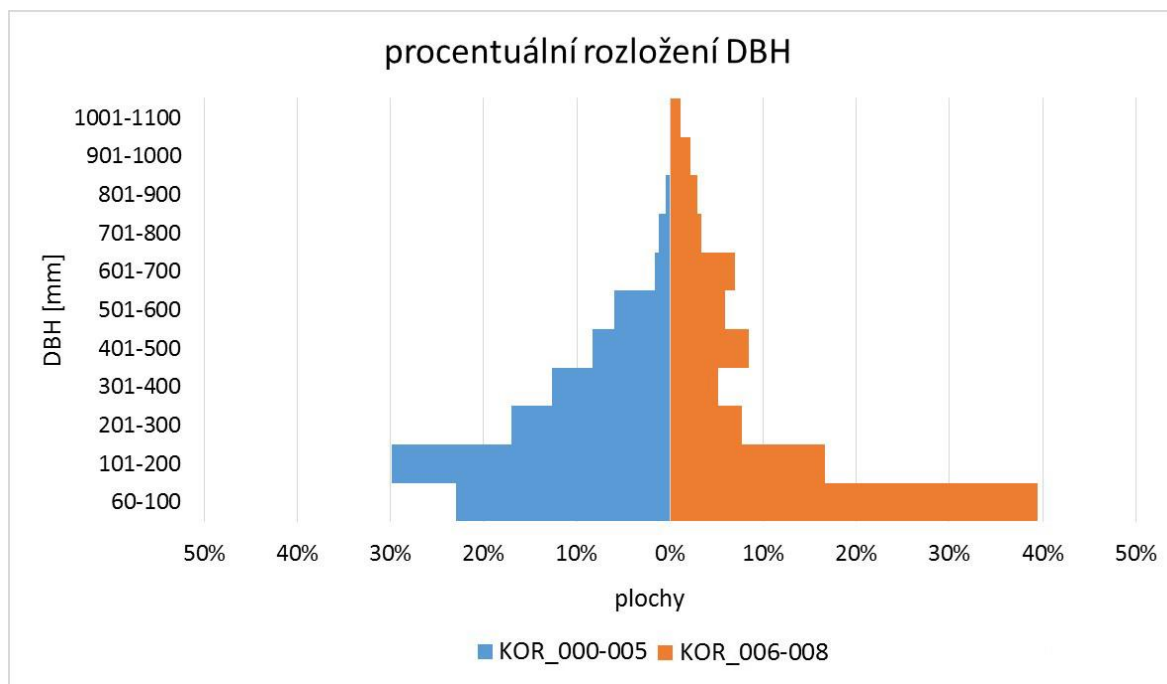


Graf č. 28. Zmlazení pro buk a pro ostatní druhy.

Tab. č. 29. Procentuální zastoupení dřevinné skladby v dospělém porostu a ve zmlazení a změna mezi nimi. II. skupina udává zastoupení bez klastru KOR_006, který je uveden zvlášť. Vysvětlení zkratk: ABAL – jedle bělokorá, ACPS – javor klen, FASY – buk lesní, PCAB – smrk ztepilý.

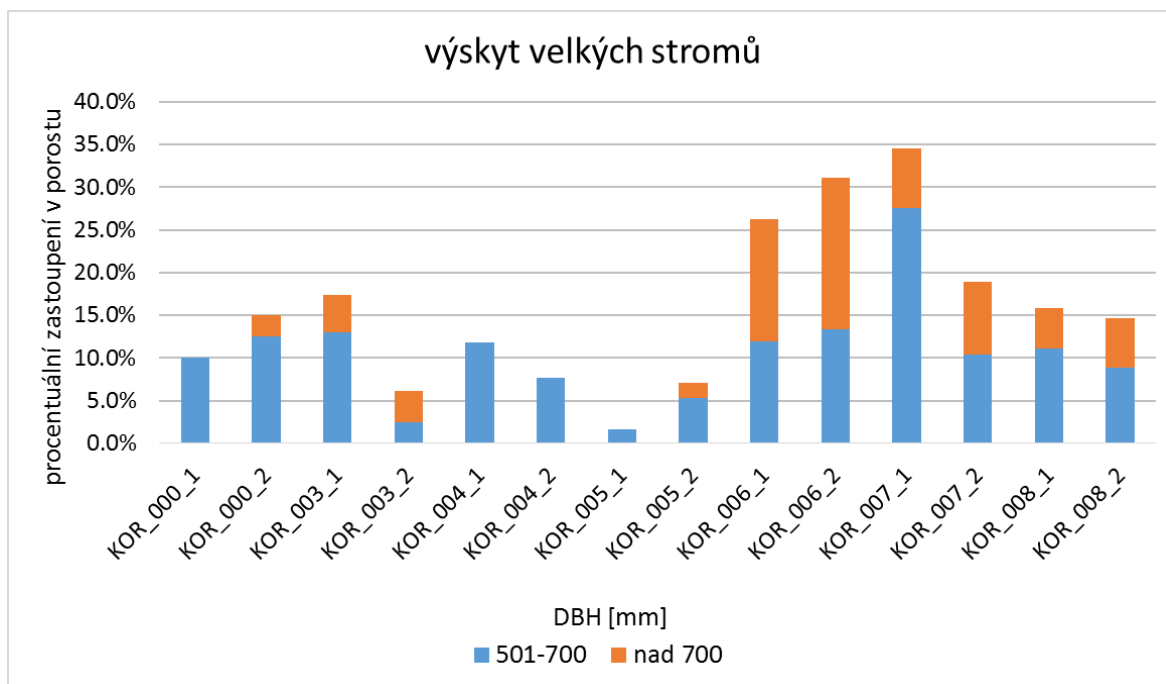
I. skupina	FASY	PCAB	ACPS	ABAL
porost	87,3%	6,5%	4,4%	1,8%
zmlazení	98,2%	0,0034%	0,012%	0%
změna	+10,9%	-6,5%	-4,4%	-1,8%
II. skupina				
porost	80,0%	8,2%	4,9%	0,6%
zmlazení	98,9%	0,0008%	0,0076%	0%
změna	+18,9%	-8,2%	-4,9%	-0,6%
Klastr KOR_006				
porost	57,5%	34,5%	0%	9,1%
zmlazení	70,8%	25,6%	0%	3,3%
změna	+13,3%	-8,9%	0%	-5,8%

Pokud jde o rozložení DBH, je z grafu (graf č. 30) na první pohled patrný rozdíl. Na úrovni jednotlivých ploch panuje větší rozkolísanost v zastoupení tříd DBH, ale všechny vykazují trend shodný se souhrnným vyjádřením. I. skupina má unimodální rozložení, které se v demografii označuje jako progresivní typ. Nejmenších stromů je nejvíce a s rostoucím DBH se jejich zastoupení snižuje. Všimněme si, že první třída má interval široký pouze 40 mm, což vysvětluje, proč nemá největší procentuální zastoupení. Stromy s DBH pod 60 mm byly počítány jako zmlazení. U druhé skupiny mají také největší zastoupení malé stromy. V rozmezí DBH 200-700 mm je však zastoupení jednotlivých tříd zhruba stabilní a pohybuje se kolem 7 %. Teprve nad mm 700 dochází k opětovnému poklesu zastoupení s rostoucím DBH. Procentuální zastoupení jednotlivých tříd mezi dvěma skupinami ploch bylo testováno dvouvýběrovým Wilcoxonovým testem. Na hladině významnosti α 0,05 vyšly všechny p-hodnoty nižší než 0,05, s výjimkou tříd DBH 401-500 a 501-600 mm. Při pohledu na graf vidíme, že ty mají pro obě skupiny ploch zhruba stejné zastoupení. Pro chí-kvadrát test, který testuje všechny třídy dohromady porovnáním rozložení průměrných procent, vyšla p-hodnota 0,0012 ($\alpha = 0,05$). Rozložení DBH se tedy mezi oběma skupinami prokazatelně liší.



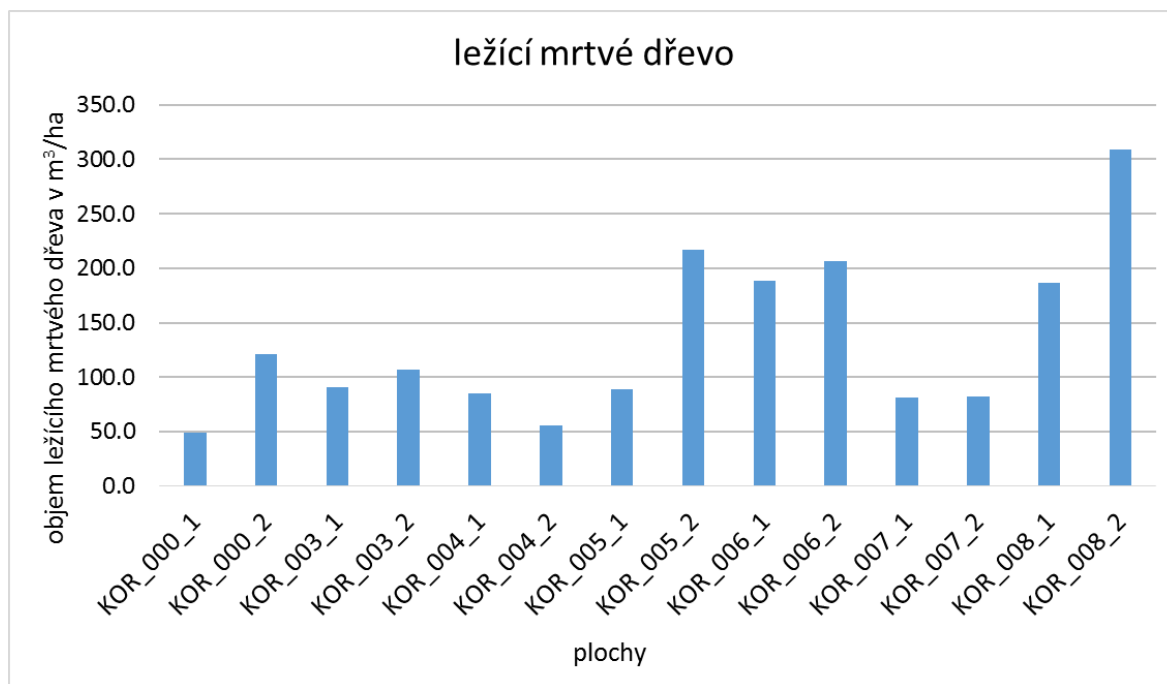
Graf č. 30. Rozložení DBH udává početní procenta. DBH označuje výčetní tloušťku.

Výskyt velkých stromů byl hodnocen v třídách DBH 501-700 mm a nad 700 mm. Jejich zastoupení zobrazuje graf č. 31. Plochy KOR_006_1 až KOR_007_1 mají vysoké zastoupení, kolem 30 %, plochy KOR_002, KOR_003_1, KOR_007_2, KOR_008_1 a KOR_008_2 mají zastoupení střední, kolem 15 %, a ostatní plochy mají nižší nebo nízké zastoupení. U II. skupiny tvoří podstatně vyšší podíl stromy nad 700 mm DBH. Obě třídy DBH byly testovány dvouvýběrovým Wilcoxonovým testem, pro třídu 501-700 mm je p-hodnota 0,1419 a pro třídu nad 700 mm DBH je to 0,0022. Mnohorozměrná analýza rozptylu pro obě třídy najednou dala p-hodnotu 0,0035. (Vše na hladině významnosti α 0,05.) Skupiny se tedy prokazatelně liší ve výskytu velkých stromů. Proč se neprokázal rozdíl i samostatně pro třídu 501-700 mm nám napoví pohled na graf č. 30. Stromů s DBH 501-600 mm je v obou skupinách ploch prakticky stejně, teprve u DBH nad 600 mm lze pozorovat zásadní odlišnost. Interval 501-700 mm DBH tedy spojuje část rozsahu, na kterém rozdíl není, a část rozsahu, na kterém rozdíl je.



Graf č. 31. DBH udává 2 třídy výčetní tloušťky.

Ležící mrtvé dřevo bylo sčítáno a řazeno do 5 kategorií podle stupně rozkladu. Tabulka s objemy mrtvého dřeva podle tříd rozkladu a ploch je k vidění v příloze (příloha č. 5). Poměry jednotlivých tříd nevykazují vizuálně žádný trend mezi plochami, budí dojem spíše náhodného rozložení. Proto byly objemy z jednotlivých tříd sečteny do celkových objemů, které lze vidět v grafu č. 32. Plochy KOR_005_2, KOR_006_1, KOR_006_2, KOR_008_1 a KOR_008_2 mají objemy mrtvého dřeva poměrně vysoké. Ostatní plochy se drží většinou mezi 50 a 100 m³/ha. 4 z 6 ploch II. skupiny mají objemy zvýšené, zatímco u I. skupiny má zvýšený objem pouze jedna z 8 ploch. Rozdíl se však kvůli nízkým hodnotám klastru KOR_007 neukázal být statisticky průkazný. Celkové objemy byly testovány dvouvýběrovým Wilcoxonovým testem na hladině významnosti α 0,05 s výslednou p-hodnotou 0,2824. Objemy podle tříd rozkladu byly testovány mnohorozměrnou analýzou rozptylu (α 0,05) s výslednou p-hodnotou 0,109.



Graf č. 32. Mrtvé dřevo.

DISKUZE

Výzkumy disturbanční dynamiky primárních lesů se snaží zodpovědět dvě hlavní otázky. Zaprvé, jaká je celková intenzita disturbování, kterou lze vyjádřit nejlépe procenty odstraněné korunové plochy za určité časové období, například desetiletí nebo století. Druhá otázka spočívá v rozmístění disturbancí v čase, tedy jaký význam připadá na nesynchronizované odumírání jednotlivých stromů, označované jako pozadřová dynamika, jaký význam mají slabší synchronizované disturbance, které odstraní najednou několik až několik desítek stromů na hektar, respektive kolem 10 % korunového patra, jakou roli hrají středně silné disturbance a nakonec i disturbance silné až extrémní. K vyjádření intenzity se často používá čtyřtřídní klasifikace podle Frelicha et Lorimera (1991) udávající procenta odstraněného korunového patra: slabá disturbance 0–20 %, střední 20.1–40 %, silná 40.1–60 % a extrémní > 60 %. Tato klasifikace je využita i v méj diplomové práci.

Nepřekvapí, že náchylnost stromu k poškození roste s jeho velikostí a věkem (např. Woods, 2004 nebo Nagel et Diaci, 2006). V porostu se tedy průběžně zvyšuje šance k mortalitě konkrétních stromů. Čím intenzivnější bouře, tím spíše překoná stávající odolnost stromu a vyvine dostatečnou sílu k jeho zničení. Ale zároveň čím silnější bouře, tím nižší frekvence jejího výskytu. Součinitel náchylnosti stromu a síly bouře rozhoduje o mortalitě. Jádro otázky spočívá v tom, zda náchylnost starých stromů roste natolik rychle, aby

k mortalitě docházelo často skrze běžně se vyskytující vichřice, nebo zda se v porostu delší dobu hromadí a je pak „vybita“ najednou při vzácnější a silnější události.

Starší pohled na fungování temperátního lesa považoval za dominantní proces odumírání jednotlivých stromů a vznikání malých gapů v korunovém zápoji. Výsledky některých studií tomu nasvědčují. Bottero et al. (2011) uvádí pro výzkumný smíšený les v Bosně a Hercegovině medián velikosti gapu 77 m² a největší nalezený gap do 800 m². Gapy do velikosti 200 m² tvořily 60 % celkové plochy gapů, naopak gapy nad 400 m² zaujímaly pouze kolem 20 % plochy. Popudem ke vzniku gapu je prý ponejvíce endogenní odumření a následně dojde k rozšíření mezery disturbancí. Les je modelován převážně maloplošnými, jemnými procesy. Runkle (1990) sledoval po 12 let vývoj 36 gapů v javorovo-bukovém lese v Ohio. Většina gapů byla vytvořena 1 odumřelým stromem, největší 3-4 stromy. Dále předpokládá, že mnoho opadavých lesů na východním pobřeží USA se obnovuje převážně pomocí malých gapů. Lertzman et Krebs (1999) zjistili, že 90 % gapů v old-growth lese v Britské Kolumbii sice vzniklo odumřením více než jednoho stromu, ale že zároveň polovina stromů odumírá stojatých v důsledku senescence a dalších příčin endogenní mortality. Vyvrácení způsobovalo pouze 13 % mortality. To nasvědčuje nízké intenzitě disturbování. Splechtna, Gratzner et Black (2005) také potvrzují převahu slabších disturbancí. Střední až velké gapy jsou prý vzácné a malé gapy dominují ve většině old-growth lesů. Šamonil et al. (2008) zkoumal jámy a kupy, které vznikají po vývratech. Výsledným dojmem byla opět převaha slabých disturbancí, které vytváří jemnou strukturu narušování. Podle Šamonila et al (2013) převažují drobné disturbance také v Žofínském pralese.

Většina novějších studií se však shoduje na tom, že středně silné disturbance jsou nedílnou součástí dynamiky přírodních lesů. Disturbanční režim bývá zpravidla komplexní, svůj význam má pozadové odumírání, slabé disturbance i vzácněji se vyskytující středně silné až silné události (např. Trotsiuk et al., 2014). Průběžné odumírání jednotlivých stromů a malých skupinek je občas přerušeno většími disturbancí (Kuuluvainen et al., 2017). Pro jehličnaté lesy jsou zdokumentovány i silné až extrémní disturbance. Například modřínovo-smrkový les na jižním svahu Tater byl v roce 2004 zasažen extrémní disturbancí, která způsobila polom na rozloze 12 000 ha a nechala stát jen jednotlivé stromy. Byla to nejsilnější zaznamenaná událost, avšak dendrochronologická analýza odhalila silné disturbance i v 19. a 20. století, kdy zasáhly celkově 31 a 11 % území (Holeksa et al., 2016). Stejnému regionu se věnoval už Zielonka et al. (2010). Vzorky odebíral na 100 ha území v pravidelné síti (dohromady 107 vzorků), aby postihl velkoplošnou historii území. V minulosti došlo ke 3

velkým událostem, více než 85 % vzorků zaznamenalo uvolnění v letech 1865-1879, 48 % v letech 1915-1924 a 25 % v letech 1940-49. Z historických záznamů se ukázalo, že poslední z vichřic území zasáhla jen okrajem a její centrum leželo jinde. Vývoj tohoto lesa byl řízen primárně občasnými silnými událostmi, zatímco pozadřová dynamika měla jen malý význam. Čada et al. (2016) založil 26 výzkumných ploch ve smrčínách v NP Šumava a NP Bavorský les. Disturbanční režim tamních porostů je podle něj nejlépe charakterizován silnými disturbancemi (zasahují nad 50 % přítomných stromů) s krátkou periodou kolem 175 let. Poměrně vysoká intenzita narušování nenechala na značné části území vzniknout old-growth charakter. Všechny výzkumné plochy kromě jedné prodělaly disturbance zasáhnuvší více než 50 % přítomných stromů, intenzita nejsilnější události byla průměrně 75 %. Jiný výzkum smrčin z NP Šumava (Čada, Svoboda et Janda, 2013) uvádí výskyt velmi silných disturbance ve 20. a 60. letech 19. století. Autoři předpokládají, že mohlo jít o více než jednu událost krátce po sobě. Poznatky z našeho výzkumu, které budou záhy diskutovány, však napovídají, že šlo spíše o jedinou událost, jejíž intenzita se rovná součtu tří po sobě jdoucích sloupců. Slabší disturbance se pak vyskytovaly každých 10-50 let. K další velmi silné události došlo v lednu 2007, kdy bouře Kyrill zničila zhruba polovinu smrkových porostů na ploše 55 ha. Interval mezi porost zakládajícími událostmi byl tedy 150 a 190 let. Velká studie Jandy et al. (2016) v primárních smrkových lesích na Slovensku (184 ploch na 14 lokalitách) odhalila značnou variabilitu v intenzitě disturbančního režimu. Slabé a střední disturbance početně převažovaly, avšak nejsilnější události odstranily dohromady 42 % celkové disturbované korunové plochy. Trotsiuk et al. (2014) rekonstruoval disturbanční historii na 96 výzkumných plochách v karpatských smrčínách na Ukrajině. Zjistil, že disturbanční režim je velmi variabilní a nedominují mu ani vzácné silné události ani gapová dynamika. 56 % ploch zaznamenalo středně silnou událost, která odstranila 20-40 % korunového patra.

Pro smíšené nebo listnaté lesy nejsou zatím z dendrochronologických rekonstrukcí známy rozsáhlejší disturbance, které by odstranily většinu korunového patra (Nagel, Svoboda et Panayotov, 2013). O výskytu a významu středně silných událostí, které zasahují 20-40 % stromů nebo korunového patra, však existuje několik svědectví. Například Firm, Nagel et Diaci (2009) hovoří o vichřici, která na jejich výzkumných plochách v jedlobukovém lese odstranila v 50. letech 19. století lehce nad 50 % stromů. Trotsiuk, Hobi et Commarmot (2012) zaznamenali u všech 4 výzkumných ploch v bukovém lese na Ukrajině dekády s přibližně 50 % uvolněných (a tedy recipročně i zasažených) stromů.

Je vhodné se krátce zmínit o vlivu velikosti výzkumných ploch. Čím je plocha menší, tím budou výsledky sdruženější do menšího počtu zdánlivě silnějších událostí. Kdybychom si představili miniaturní plochu 1m² a zkoumali dění v korunovém patře nad ní, pak by se za např. 300 let téměř pořád nic nedělo a jednou, dvakrát či možná třikrát by došlo k odstranění 100 % korunového patra, když by disturbance zničila strom zakrývající plochu. Naopak velká plocha o rozloze 10 km² by pravděpodobně po většinu dekad vykazovala slabou a velmi pravidelnou míru narušování. Mezi plochami o velikosti 0,1 ha a 1 ha nebude rozdíl tak extrémní, ale může být stále zásadní. Různé studie se velikostí výzkumných ploch liší, což ale nebývá nijak zohledněno.

Druhý častý typ studií jsou studie gapů v korunovém zápoji. Některé zdůrazňují význam dynamiky odumírání jednotlivých stromů, ale nalezneme i svědectví o silných disturbancích. Nagel et al. (2017) zmiňuje dopad některých konkrétních vichřic a bouří v Dinárských horách (z velké části listnaté a smíšené lesy). Bouře ze 7. července 2008 poškodila 180 ha lesa, kde zhruba u poloviny plochy způsobila téměř úplné odstranění korunového patra. Nejsilnější uváděná bouře z července 1965 zasáhla 110 000 ha. Poškození sahalo od malých gapů přes středně narušené plochy až po celkovou likvidaci korunového patra. Záznamy uvádí 83 nejsilněji zasažených ploch o velikosti 4-75 ha, medián 11 ha. Také Nagel et Svoboda (2008) našli při výzkumu v Dinárských horách kromě malých gapů i několik větších holin. 5 nejrozsáhlejších představovalo 40 % plochy veškerých gapů. Největší holina měla rozlohu 0,6 ha a vznikla v několika fázích.

Je zajímavé, že na rozdíl od gapových studií nezaznamenal zatím žádný dendroekologický výzkum v listnatých nebo smíšených lesích plochu, která by prodělala kompletní odstranění korunového patra. Příčinou může být vzácnost takových ploch, ale i vědcův výběr. Les, který by před 100 lety prošel odstraněním korunového patra, by nyní nevypadal jako typický primární les a nebylo by možno s jistotou určit, zda jde o výsledek přírodních procesů nebo lidských zásahů. Je tedy možné, že vědci mají sklony se disturbovanějším plochám vyhýbat a ty jsou pak ve výzkumech méně zastoupeny.

Výsledky této studie

První způsob, který jsem k rekonstrukci disturbanční historie použil, je objektivní a standardní. Uvolnění nebo gap origin jsou přijaty, pokud splňují určitá matematická kritéria. Vícenásobné uvolnění je stejně jako u mnoha jiných studií akceptováno. Úprava boundary line metody podle Splechtny, Gratzera et Blacka (2005), viz kapitola METODIKA, vylučuje

část uvolnění, tedy dává intenzitu o něco nižší než samotná boundary line metoda, která je více používaná. A přesto výsledek zjevně intenzitu disturbancí silně nadhodnocuje.

Když sečteme všechny sloupce procent (ať už jde o vyjádření v počtu stromů nebo na plochu korunového patra) v grafu disturbanční historie, tak by výsledek neměl dávat libovolnou hodnotu. Stromy se v porostu v dlouhodobé bilanci nahrazují zhruba v poměru 1:1 (Lorimer et Frelich, 1989). Informace, kterou nám dává stávající porost, proto nemůže sahát daleko za horizont obratu minulých 100 % korunového patra (+ určité informace máme ještě z doby, než se nejstarší stromy do korunového patra dostaly). Disturbance samozřejmě nemusí zasahovat vždy přesně ty plošky, které jsou nejdéle nezasazené. Na druhou stranu, náchylnost k vývratu, zlomení a podobně u stromu roste s velikostí, a tedy věkem. Naopak mladý strom a porost jsou dlouho vůči působení větru prakticky imunní. Proto bude mortalita většinou zasahovat největší stromy. Ve vztahu mezi velikostí a věkem ovšem existuje značná rozkolísanost, Trotsiuk, Hobi et Commarmot (2012) uvádí, že buky se stejným DBH se občas lišily až o 200 let věku. Takže některé staré potlačené stromy přežívají dlouho oproti průměru. Tím pádem může stávající porost obsahovat informace o obratu minulých více než 100 % korunového patra, dejme tomu 120 – 150 %. Chronologie se běžně ukončují, když hloubka vzorku poklesne pod určitou hranici. To omezuje z druhé strany význam náhodného nepravděpodobně dlouhého přežívání některých stromů.

Součet celkových procent disturbované plochy nám dá určitou představu, zda zvolená metoda analýzy vede k realistickým odhadům, nebo zda intenzitu pravděpodobně nadhodnocuje. Výsledky naší první metody však dávají docela jiná čísla, než jaká jsme označili za realistická. Průměr součtů ze 14 ploch dosahuje rovných 300 % (minimum 206 %, maximum dokonce 479 %!), viz graf č. 7 (str. 28). Rekonstrukce pokrývá období 310 let, což odpovídá průměrnému obratu 9,7 % stromů za desetiletí. Z logického hlediska se jeví nepravděpodobné, že by současný porost mohl podávat informace sahající do minulosti až ke třetímu úplnému obratu korunového patra, lze tedy mít za to, že tyto výsledky nadhodnocují. Jistý malý podíl problému může spočívat v tom, že boundary line rovnice pro smrk ztepilý (*Picea abies*) a jedli bělokorou (*Abies alba*) i práh pro stanovení uvolněného počátečního růstu (gap origin) nebyly spočítány z vlastních dat, nýbrž převzaty z literatury (v prvních dvou případech kvůli nedostatečnému objemu vlastních dat). Hlavní nedostatek je však to, že se akceptuje více uvolnění na jeden strom. Když přijmeme 3 uvolnění u jednoho stromu, pak je strom do grafu započten 3x a z jednoho stromu tedy zdánlivě vznikají 3 jiné. Také intenzita maximální disturbance dosahuje u I. skupiny ploch dost vysokých hodnot na to, že růstové

trendy stromů nesvědčí o žádné dominantní události. Průměr z 8 ploch činí 63 % zasažených stromů, což je podle Frelicha et Lorimera (1991) nad hranicí pro extrémní událost (vzpomeňme si, že intenzita maximální disturbance je zde počítána, na rozdíl od většiny článků, ze 3 následných desetiletí místo z jednoho).

Jak v tomto směru vypadají jiné studie? Například Trotsiuk, Hobi et Commarmot (2012): součet disturbancí z grafu činí zhruba 230 %, doba rekonstrukce je dlouhá 120 let, to znamená, že za desetiletí by mělo být odstraněno průměrně 19 % stromů. Splechna, Gratzner et Black (2005): součet disturbancí z grafu činí zhruba 275 % (průměr ze 4 ploch), doba rekonstrukce je dlouhá 330 let, to znamená 8,3 % odstraněných stromů za dekádu. Nagel, Levanic et Diaci (2007): součet disturbancí z grafu činí zhruba 300 %, doba rekonstrukce je dlouhá 210 let, to znamená 14,3 % odstraněných stromů za dekádu. Zielonka et al. (2010): součet disturbancí z grafu činí zhruba 260 %, doba rekonstrukce je dlouhá 190 let, to znamená 13,7 % odstraněných stromů za dekádu. Čada et. al. (2016): součet disturbancí ze souhrnného grafu dosahuje úctyhodných zhruba 600 %, doba rekonstrukce je dlouhá 540 let, to znamená 11,1 % odstraněných stromů za dekádu. Zde může mít určitý vliv i to, že před rokem 1760 klesá hloubka vzorku pod 10 % a zhruba 250 let je rekonstruováno z méně než 3 % vzorků. Takto bychom mohli pokračovat. Zdá se, že určité výrazné nadhodnocování intenzity disturbančního režimu je v dendrochronologických studiích obecným jevem.

Druhá použitá metoda akceptuje pouze jedno uvolnění (nebo gap origin) na strom a to reprezentuje finální vstup do korunového patra, po němž nenásleduje žádné další potlačení. Výsledky druhé metody jsou o mnoho přijatelnější než v předchozím případě. Celkový úhrn disturbancí je vidět v grafu č. 11 (str. 31). Průměr pro 14 ploch má hodnotu uvěřitelných 132 %. Při souhrnném vyjádření má součet u I. skupiny ploch hodnotu 173 % a délka rekonstrukce činí 320 let, což odpovídá 5,4% obratu korunového patra za desetiletí. U II. skupiny má součet 158 % za 360 let, což odpovídá 4,4% obratu korunového patra za desetiletí. I druhá metoda tedy možná intenzitu mírně nadhodnocuje, její bilance je však mnohem realističtější než v prvním případě, takže tyto výsledky budou nadále považovány za hodnověrné.

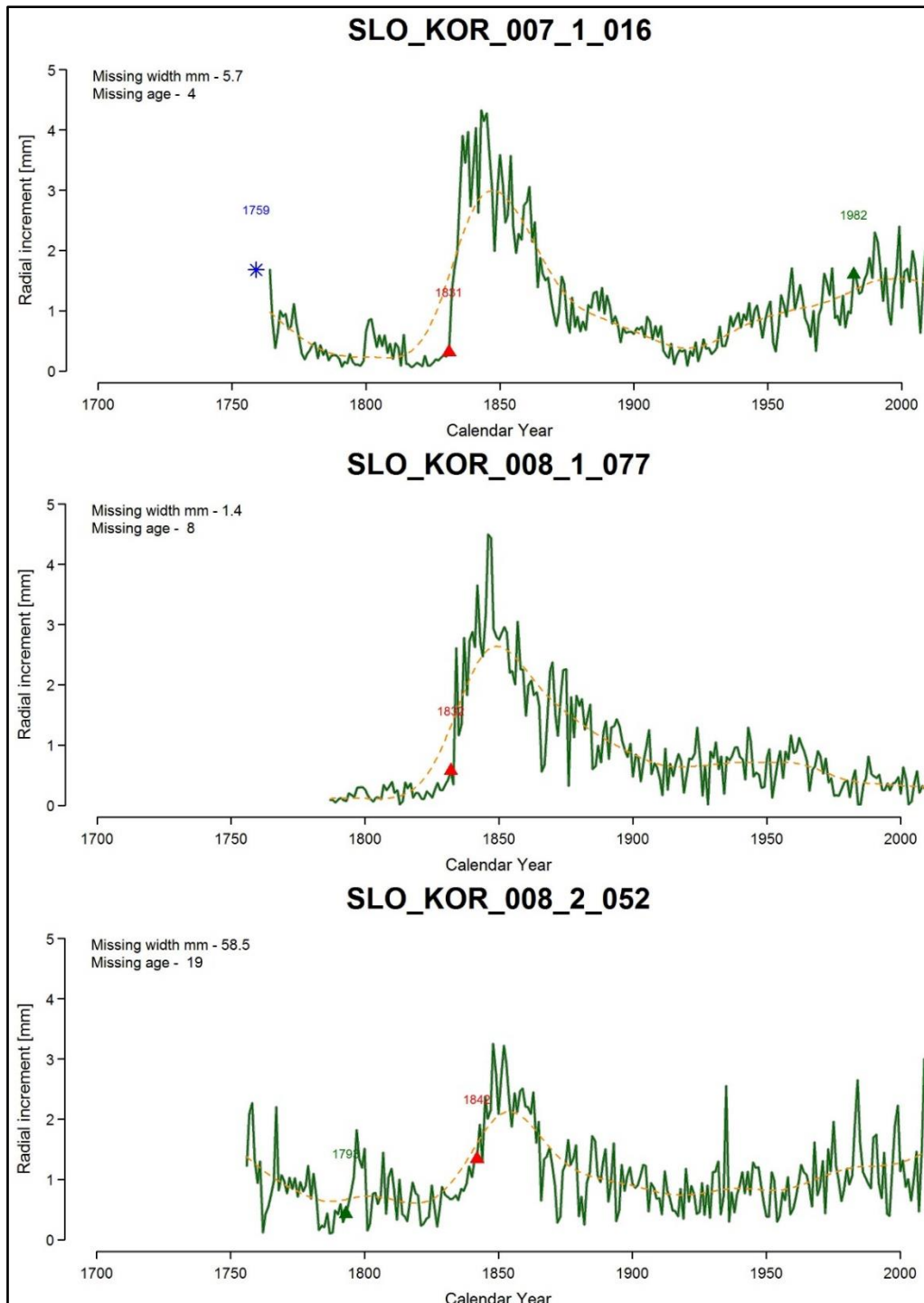
Více studií (např. Nagel, Svoboda et Panayotov, 2013 nebo Nagel et Svoboda, 2008) hovoří o tom, že v temperátních lesích probíhá relativně kontinuální, nesynchronizovaná mortalita jednotlivých stromů, která je občas přerušena výraznější událostí. Naše výsledky však tento model příliš nepodporují. I. skupina ploch může být z hlediska disturbančního

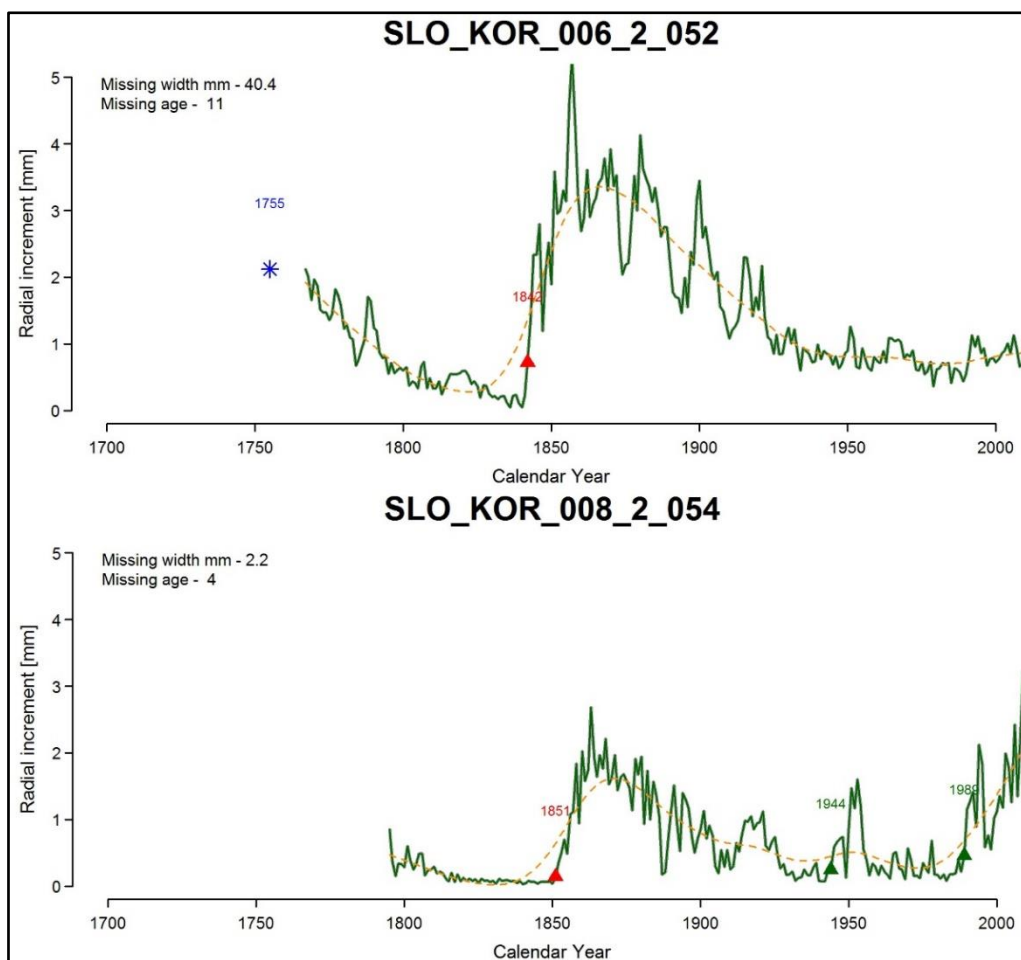
režimu považována za typický temperátní les, tvarovaný slabými disturbancemi. Mortalita však není průběžná, spíše se na každé ploše soustřeďuje do několika distinktivních událostí, oddělených dekadami klidu. Nesynchronizovaná pozad'ová mortalita zaujímá ve výsledcích překvapivě malou váhu.

Nový pohled na míru synchronizace mortality nám umožňuje historie II. skupiny ploch. Na jednotlivých plochách zaznamenáváme v rozmezí 3 dekad 1820-1849 vysokou disturbanční aktivitu s peakem v desetiletí 1830-39. Jak takový jev interpretovat? K tomu nám pomohou grafy s chronologiemi jednotlivých stromů. Všechny stromy II. skupiny ploch, které tuto dobu pokrývají, vykazují zhruba stejný trend. Zaznamenáváme u nich v tomto období jediný masivní unimodální peak v rychlosti růstu. Nejbližší předchozí zrychlení růstu se vyskytuje u dvou stromů kolem roku 1795 a nejbližší následné u několika stromů až kolem roku 1870. Tvar peaku je pravidelný s jedním vrcholem. To znamená, že byl způsoben jedinou událostí. Kdyby porost zasáhly 2 disturbance rychle po sobě, měl by peak 2 vrcholy nebo fázi mírného poklesu.

U největší části stromů začíná zrychlení mezi lety 1829 a 1832. Řada stromů však vykazuje zrychlení až o několik let později. Peak je ale svou velikostí unikátní a je proto nanejvýš pravděpodobné, že byl u všech stromů způsoben jedinou událostí. Můžeme tedy uzavřít, že II. skupina ploch byla kolem roku 1830 zasažena extrémní disturbancí. Nyní můžeme zpětně zkoumat, jak se taková událost projeví v datech. Je pozoruhodné, že se v analýze rozdělila do třech po sobě jdoucích desetiletí. Frelich (2002) mluví o tom, že jednotlivé stromy se mohou lišit v rychlosti reakce na uvolnění až o několik let. Například podúrovňový strom, který při pádu stromu nad ním přišel o část větví, nemusí vykazat tak razantní zrychlení hned od počátku. Dočkali bychom se spíše postupného nárůstu rychlosti. A takový trend u některých stromů skutečně pozorujeme. Druhým zdrojem variability je uvolněný počáteční růst (gap origin). Novým stromům, které začnou růst až po disturbanci, trvá určitou dobu, než se uchytí a než dorostou do výšky, ve které se odebírají vzorky (zde 1 m). Například Trotsiuk et al. (2012) uvádí průměrnou dobu dosažení výšky 1 m 14 let a Šamonil et al. (2009) 14 let pro 1,3 m. Proto se stromy s gap origin objevují v následujících dvou desetiletích po události. U většiny vzorků chybí střed, metoda dopočítávání letokruhů chybějících do středu vnáší další významné nejistoty. Rychlost růstu se mohla v chybějícím úseku změnit a dopočet pak udává nesprávné číslo. V souboru se však vyskytuje i řada vzorků, které vykazují zrychlení náhlé, avšak se zpožděním vzhledem k většině. Zde bude pravděpodobně chyba v samotném datování. V těchto vzorcích zkrátka chybí několik

letokruhů, které nebyly datovačem doplněny. Obrázek č. 33 ukazuje různé typy chronologií. Stromy KOR_007_1_016 a KOR_008_1_077 vykázaly největší zrychlení v letech 1831 a 1832 a odráží skutečné datum události. Strom KOR_008_2_052 vykazuje pozvolnější nárůst zrychlení, způsobený asi poškozením při samotné události. Stromy KOR_006_2_052 a KOR_008_2_054 vykazují stejný růstový trend jako ostatní stromy, avšak zpožděný o několik let (peaky růstu 1842 a 1851), v druhém případě dokonce o 20! Po novém předatování se ukázalo, že příslušný počet letokruhů u těchto i dalších stromů skutečně chyběl.





Obr. č. 33. Příklady 3 typů chronologií. První 2 grafy odráží peakem růstu nejpravděpodobnější skutečné datum události, u zbylých třech je maximální přírůstek oproti disturbanci zpožděný.

Kvalita měření letokruhů i datovačské práce je notně závislá na schopnostech a zkušenostech samotného datovače. V průběhu datování vzorků z dalších lokalit se ukázalo, že chybějící letokruhy jsou mnohem častější, než se původně myslelo. Sám jsem při datování narazil na řadu jedlí (*Abies alba*), u kterých prokazatelně zcela chybělo 15 – 40 letokruhů. U buků (*Fagus sylvatica*) je část letokruhů obtížně rozeznatelná a část chybí, zpravidla tam, kde v potlačení dochází k fúzi jednotlivých hranic letokruhů v souvislý pás bez jarního dřeva. 10 chybějících letokruhů není u buku žádnou velkou výjimkou a byl zaznamenán i výrazně větší počet. Problémy s datováním buků potvrzuje i několik článků. Splechna, Gratzner et Black (2005) sdělují, že v jejich případě se nepodařilo nadatovat celou *polovinu* vzorků. Ve studii Vašíčkové et al. (2016) se pouze 30 % buků podařilo nadatovat podle „standardních kritérií“ a také Nagel, Levanic et Diaci (2007) uvádí problémy s datováním. Grundmann, Bonn et Roloff

(2008) našli mezi svými vzorky i buk, kde prokazatelně chybělo 36 letokruhů. Zároveň však dodávají, že bylo možné zdárně nadatovat i velmi potlačené stromy.

V našem případě se nepodařilo nadatovat 126 z celkových 702 vývrtů, tedy 17,9 %. To je poměrně vysoké číslo, byť nijak neobvyklé. Podrobnější informace podle druhů udává tabulka č. 34. Zároveň i vzorky, které jsou označené za zdárně nadatované, obsahují chyby, v některých případech i chyby výrazné, jako je nepřítomnost více než 10 letokruhů. Část těchto chyb byla způsobena nedostatkem zkušeností a nedostatečným broušením vzorků, jak se ukázalo s odstupem času. Menší část chyb však přetrvává i poté. Datovač se snaží vybrat nejpravděpodobnější variantu úpravy. Někdy se však naskýtá více podobně pravděpodobných možností a občas ta nejpravděpodobnější varianta nemusí být správná. Směrem do minulosti proto nejistota datování nutně narůstá. Například vzorek, jehož většina koreluje s průměrnou křivkou dobře, ale část u středu už ne, je pro další analýzu akceptován. U středu však mohou chybět letokruhy a to vnáší do dat šum. Přes tyto obtíže se však později ukázalo, že je možné velkou většinu stromů nadatovat správně a míru neúspěšnosti datování udržet mezi 5-10 %. Můžeme proto předpokládat, že i u jiných studií je vysoká míra neúspěšnosti datování způsobena nedostatky ve zpracování dat.

Tab. č. 34. Počet a podíl neúspěšně datovaných vzorků podle druhů.

	počet vzorků	vyřazeno	podíl
celkem	702	126	17,9 %
buk	518	80	15,4 %
smrk	106	23	21,7 %
javor	46	16	34,8 %
jedle	29	6	20,7 %

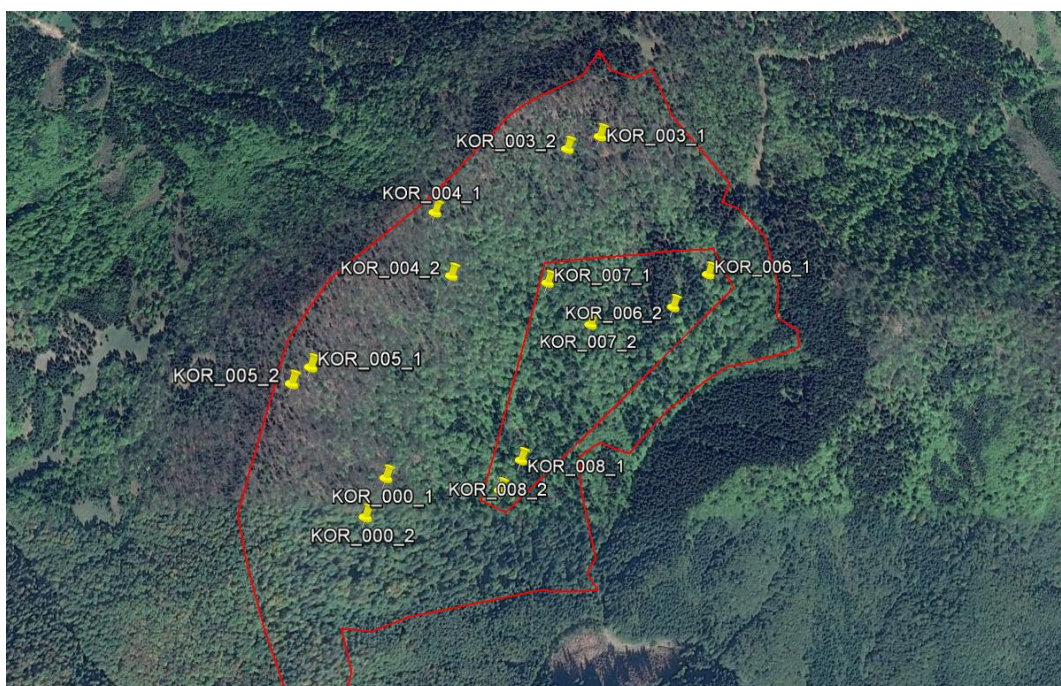
Co z těchto poznatků vyplývá? Pokud soubor dat obsahuje vzorky, ve kterých od určité pasáže chybí 5, 10, 15 a občas i více letokruhů, pak se tím do výsledků vnáší šum. Uvolnění, která byla ve skutečnosti synchronizovaná s ostatními stromy, se posouvají v čase a vzniká dojem, že v porostu docházelo k více událostem. Posiluje se tím význam požadové dynamiky odumírání jednotlivých stromů oproti synchronizovaným disturbancím. Fakt, že v mnoha studiích byla u listnatých a smíšených lesů požadová dynamika charakterizována jako dominantní jev, může být částečně způsoben právě tímto. Není totiž důvod si myslet, že by naše data byla zpracována hůře než u většiny ostatních studií a že by dané studie zde zmíněnými problémy netrpěly. Disturbance roku 1830 byla tak silná, že umožňuje tvrdit, že u všech vzorků jde o jednu událost. Tím pádem dává jedinečnou příležitost zhodnotit samu

metodu zpracování dat i detekci uvolnění. Jestliže se i takto markantní událost ve výsledcích rozmělní do 3 desetiletí, pak se to samé děje i u všech jiných disturbancí. A jelikož slabší disturbance zasahují porost v intervalech kolem 20 – 30 let, pak spolu rozmělněné peaky prakticky sousedí a výsledkem může být chronologie s vyrovnanou mírou narušování mezi desetiletími.

Zásadní příspěvek k tomuto tématu nabízí starší studie Pontailier, Faille et Lemée (1997). Věnuje se pralesovité rezervaci ve Fontainebleau u Paříže, která se posledních alespoň 400 let vyvíjí bez lidské intervence. V letech 1967 a 1990 zasáhly les slabé disturbance. Shodou náhod existují data o struktuře porostu po první události, v polovině mezidobí, těsně před druhou událostí i po druhé události. To umožňuje vytvořit si mnohem komplexnější představu než data z jednoho období. Obě vichřice odstranily kolem 10 % korunového patra. Po disturbanci roku 1967 bylo celkem otevřeno zhruba 15 %, následuje rychlé uzavírání, v roce 1981 již bylo otevřeno jen 6,5 %, pak se uzavírání zpomaluje, v roce 1989 byla otevřena 3 % korunového patra. Mortalita stromů v mezidobí činila pouze 2,6 stromu na hektar za desetiletí na jedné lokalitě a 0,95 na druhé lokalitě. Jedná se o malé číslo, vzhledem k tomu, že počty stromů horního korunového patra na hektar lesa se pohybují v řádu vyšších desítek nebo nižších stovek (na našich výzkumných plochách se nacházelo průměrně 155 uvolněných stromů horního korunového patra na ha). V tomto případě se tedy velká většina mortality soustředila do obou událostí a pozadřová mortalita byla velmi slabá: za 14 let 2,5 % korunového patra. Také vidíme, že podíl otevření zápoje se mění v závislosti na době od poslední výraznější disturbance, takže výzkum k jednomu datu nestačí k charakterizaci zvoleného lesa.

Na základě všech těchto zmíněných okolností můžeme předpokládat, že význam nesynchronizované pozadřové mortality je u většiny lesů podstatně menší, než vědecké studie předpokládají, a že většina mortality porostu se soustřeďuje do několika konkrétních událostí. Výsledky I. skupiny ploch dávají obraz, jaký by vědec od temperátního lesa očekával: je formován slabými disturbancemi s občasným výskytem středně silné disturbance. Naopak výsledky II. skupiny ploch jsou zcela neočekávané. Les byl zasažen jednou masivní událostí roku 1830, kterou na všech 6 plochách dohromady přežily jen 3 stromy horního korunového patra. Stromů střední a dolní úrovně přežilo více, asi 40. Následně byla po dobu téměř 100 let disturbanční aktivita minimální. To se jeví jako logické, protože mladé stromy jsou k působení větru málo náchylné. Nízkou disturbanční aktivitu po silné události popisují i Firm, Nagel et Diaci (2009). Teprve po roce 1960 (u 3 ploch už po roce 1930) se objevují

disturbance spojené se vstupem nových stromů do korunového patra. Historie II. skupiny ploch na lokalitě Kornietová je v celé vědecké literatuře unikátní. Je to jediná lokalita smíšeného či listnatého lesa, kde dendrochronologický výzkum rekonstruoval takto silnou disturbanční událost. Všechny 6 ploch bylo zasaženo s maximální intenzitou, proto lze předpokládat, že i les mezi nimi prodělal stejnou zkušenost. Těchto 6 ploch vytyčuje prostor o rozloze přibližně 8 ha (viz. obrázek č. 35). Můžeme tedy shrnout, že vichřice roku 1830 zasáhla v Kornietovské dolině plochu o rozloze přinejmenším 8 ha, kde odstranila všechny nebo skoro všechny stromy horního korunového patra.



Obr. č. 35. Mapa NPR Kornietová s vyznačením výzkumných ploch. Vnitřní červený polygon ohraničuje prostor, který mezi sebou vymezují plochy II. skupiny. Mapa byla vytvořena pomocí programu Google Earth.

I. a II. skupina ploch se mezi sebou z hlediska disturbanční historie výrazně liší. Projevila se tato odlišnost i ve struktuře porostu? V druhovém složení se zásadně odlišuje pouze klastř KOR_006. Zbytek ploch II. skupiny má mírně vyšší zastoupení přimíšených druhů než I. skupina, ale celkově není rozdíl druhového složení mezi skupinami statisticky průkazný. Plochy převážně bukové i plochy smíšené uvnitř II. skupiny vykazují stejnou disturbanční historii. To znamená, že vichřice roku 1830 srovnala se zemí zasažené porosty bez ohledu na variabilitu druhové skladby.

Některé studie předpokládají, že buk je kompetičně nejsilnější při režimu slabých disturbancí a vyplňování malých gapů, zatímco silné disturbance umožní prosadit se dalším

druhům (např. Firm, Nagel et Diaci, 2009). V takovém případě bychom ale čekali vyšší zastoupení příměsí u klastrů KOR_007 a KOR_008. Musíme naopak konstatovat, že ani extrémní disturbance neovlivnila zásadním významem dominanci buku. A tato dominance se patrně dále posiluje. Ve zmlazení se kromě klastru KOR_006 jiné druhy než buk již prakticky nevyskytují a procentuální pokles pozorujeme i u tohoto klastru (viz tabulka č. 29, str. 42). V množství zmlazení nepanuje mezi skupinami ploch žádný pozorovatelný rozdíl, kromě toho, že plochy KOR_004_2 a KOR_005_1 mají neobvykle vysoké hustoty mladých stromků.

Ani u objemu mrtvého dřeva se mezi skupinami ploch neprokázal statisticky významný rozdíl, byť průměrné hodnoty se liší (101,9 m³/ha pro I. skupinu a 175,9 m³/ha pro II. skupinu). To, že mezi plochami s různou disturbanční historií nepanují prokazatelné rozdíly v množství zmlazení a mrtvého dřeva, zjistil ve svém rozsáhlém výzkumu primárních smrkových lesů také Janda et al. (2016). Znamená to, že různé disturbanční režimy mohou zajišťovat podobné hodnoty obou ukazatelů.

Co se však lišilo, byl tvar rozložení DBH. U první skupiny jde o tzv. progresivní tvar, kdy s rostoucím DBH celkem pravidelně ubývá početnost (viz graf č. 30, str. 43). Disturbance odstraňují především největší stromy a tyto plochy byly zasahovány častými slabými disturbancemi. Rozložení DBH se tedy zdá být výsledkem průběžného odstraňování největších stromů. Naopak u II. skupiny je zastoupení v rozmezí DBH 200-700 mm prakticky stabilní. Tato struktura byla popsána v některých článcích a je nazývána jako otočená logistická funkce (otočená sigmoida, rotated sigmoid). Alessandrini et al. (2011) zkoumal strukturu old-growth bučiny v Apeninách z hlediska rozložení DBH při různé velikosti výzkumných ploch. Ukázalo se, že otočená sigmoida byla typickým a při velikosti plochy nad 0,5 ha již dominantním tvarem rozložení DBH. V intervalu DBH 250-600 mm bylo stromů v každé třídě zhruba stejně, až u větších docházelo k poklesu četnosti. Alessandrini předpokládá, že takové rozložení DBH je výsledkem spolupůsobení endogenních strukturotvorných procesů a slabých i občasných středně silných disturbancí. Piovesan et al. (2005) mluví o bukovém lese, kde obnova skrze malé gapy vede k otočené sigmoidě v rozložení DBH. To je pravý opak zjištění z lokality Kornietová. Buď výzkumné plochy Alessandriniho et al. (2011) a Piovesana et al. (2005) prodělaly v minulosti silnější disturbance, která nebyla odhalena, a nebo může otočená sigmoida vznikat ze slabých i silných disturbancí.

Další prokazatelný strukturní rozdíl mezi skupinami je, že na plochách II. skupiny se vyskytuje více velkých stromů (viz graf č. 31, str. 44). Takové zjištění může být překvapivé, když tyto plochy prošly extrémní disturbancí, ukáže se však jako logické, pokud si uvědomíme celý kontext. Po disturbanci roku 1830 zůstaly na zasažených porostech původně potlačené stromy středního korunového patra. V následujících zhruba 100 letech bylo působení disturbancí velmi slabé až minimální. Teprve po roce 1930 začínají ve větší míře nové stromy vstupovat do korunového patra. Intenzita disturbancí je však i po tomto datu nižší než u ploch I. skupiny. U ploch I. skupiny bylo v letech 1920-2010 disturbováno průměrně 46 % korunového patra, zatímco u ploch II. skupiny jen 26 %. Tento zásadní rozdíl vedl ke slabšímu odstraňování velkých stromů a tím i ke zjištěnému rozdílu. Stromy, které byly před rokem 1830 potlačené, měly mezitím dostatek času, aby dorostly úctyhodných rozměrů. Právě díky tomu, že nižší stromy disturbanci přežily, může dnes daný les vykazovat old-growth charakter. Kdyby les zasáhl obdobně silný požár, spálil by i veškerý dorost a les by se zakládal znovu. V takovém případě bychom dnes nejspíš pozorovali poměrně homogenní, stejnověký les, který se ještě nestačil diverzifikovat.

Managementová doporučení

Jak již bylo řečeno, znalost a napodobování procesů, které v přírodě probíhají, skýtá potenciál ke zvýšení ekologické hodnoty hospodářských lesů i k úspěšnějšímu managementu lesů, jejichž prioritou by byla ochrana biodiverzity. Většina dendroekologických studií doporučuje diverzifikovaný přístup s variabilitou v intenzitě i frekvenci zásahů. Takové závěry podporuje i naše studie. Výzkumné plochy byly zasahovány různě silnými disturbancemi. Frekvence návratu slabých disturbancí, které odstraní kolem 10 % korunového patra, se pohybuje nejčastěji v rozmezí 20-40 let. Celková intenzita disturbování je však pravděpodobně výrazně nižší, než uvádí všechny dendroekologické výzkumy. V našem případě bylo za 100 let disturbováno průměrně 54 % korunového patra u I. skupiny a 44 % u II. skupiny. Náš výzkum prokázal, že i v listnatých a smíšených lesích může dojít k extrémní disturbanci, která odstraní prakticky celé horní korunové patro. Je to však první případ zaznamenání takové události, takže nelze odhadovat, jak často se v primárních lesích něco podobného přihodí. Na České zemědělské univerzitě v Praze probíhá v současnosti rozsáhlý dendroekologický výzkum primárních listnatých a smíšených lesů. Kvalita dat z hlediska přesnosti měření a datování vzorků by měla být mimořádná. Část vzorků se zpracovává znovu poté, co byly načerpány zkušenosti s růstovými specifiky buku (*Fagus sylvatica*) a jedle (*Abies alba*). Výskyt chronologií s mnoha chybějícími letokruhy by se měl snížit na

minimum. Výzkum čítá stovky ploch na mnoha lokalitách, takže jeho výsledky by měly do fungování primárních temperátních lesů vnést světlo. Také data z lokality Kornietová budou přepracována. Tím pádem bude velmi zajímavé porovnat výsledky před a po opravě. Naskytne se jedinečná příležitost posoudit vliv kvality zpracování vzorků na výsledky.

Co se týká jednotlivých zásahů v porostu, slabší přírodní disturbance vytváří sít' gapů o různé velikosti, z nichž velká většina je tvořena mortalitou 1-3 stromů (např. Nagel et Svoboda, 2008; Zeibig, Diaci et Wagner, 2005; Meyer, Tabaku et Lupke, 2003). Občasné větší gapy však zaujímají významnou část celkové plochy (např. Nagel et Svoboda, 2008). V lesích, určených k ochraně biodiverzity, by případné zásahy měly napodobovat tento charakter. Také v hospodářských lesích lze docílit zlepšení stavu. Chybí v nich zejména velké stromy a mrtvé dřevo. Bylo by vhodné určitou, stačilo by i poměrně malou, část stromů vyčlenit z těžeb a nechat je natrvalo v porostech. V případě holosečné těžby by bylo záhodno ponechat na ploše jednotlivé stromy i menší skupinky a případné stromy středního a dolního korunového patra, protože ani silná disturbance nevytváří prázdnou plochu jako v případě holoseče.

ZÁVĚR

Tato diplomová práce je první studií vůbec, která při dendrochronologické rekonstrukci vývoje porostu zjistila výskyt extrémní disturbance. Ukázalo se, že data, jejichž kvalita je v porovnání k jiným studiím standardní, trpí vysokou mírou chybovosti. Svědectví o extrémní disturbanci se v grafu rozměnilo až do 3 po sobě jdoucích desetiletí. K tomuto efektu nepochybně dochází i u všech slabších disturbancí, jejichž perioda návratu bývá kolem 30 až 40 let. Tím pádem spolu vedlejší sloupce peaků sousedí a vzniká dojem poměrně vyrovnané a slabé míry narušování v průběhu času. Ve skutečnosti je však porost modelován spíše několika konkrétními disturbancemi a míra pozad'ového odumírání je velmi slabá. Všechna data z výzkumné lokality byla v nedávné době opravena a našly se v nich četné chyby. Bude zajímavé porovnat, jaký je rozdíl ve výsledcích mezi daty zpracovanými standardně a daty zpracovanými s mimořádnou přesností. Je pravděpodobné, že nové výsledky budou podporovat linii představenou v této studii. Dalším překvapením je, že plochy, které zasáhla extrémní disturbance, měly více velkých stromů. To souvisí s následnou sníženou disturbanční aktivitou. Ukazatele jako je míra zmlazení a množství mrtvého dřeva jsou podmiňovány více tím, co se v porostu dělo během posledních desetiletí, než dávnými

událostmi. Proto i porosty s velmi odlišnou disturbanční historií mohou vykázat podobné hodnoty.

POUŽITÁ LITERATURA

- Alessandrini, A., Biondi, F., Di Filippo, A., Ziaco, E., & Piovesan, G. (2011). Tree size distribution at increasing spatial scales converges to the rotated sigmoid curve in two old-growth beech stands of the Italian Apennines. *Forest Ecology and Management*, 262(11), 1950-1962 pp.
- Altman, J., Fibich, P., Dolezal, J., & Aakala, T. (2014). TRADER: a package for tree ring analysis of disturbance events in R. *Dendrochronologia*, 32(2), 107-112 pp.
- Applequist, M. B. (1958). A simple pith locator for use with off-center increment cores. *Journal of Forestry*, 56(2), 141 pp.
- Bičík, I., Kupková, L., Jeleček, L., Kabrda, J., Štych, P., Janoušek, Z., & Winklerová, J. (2015). Land use changes in the Czech Republic 1845–2010: socio-economic driving forces. Springer.
- Black, B.A. & Abrams, M.D., 2003. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. *Ecological Applications* 13, 1733–1749 pp.
- Bottero, A., Garbarino, M., Dukic, V., Govedar, Z., Lingua, E., Nagel, T. A., & Motta, R. (2011). Gap-phase dynamics in the old-growth forest of Lom, Bosnia and Herzegovina. *Silva Fennica*, 45(5), 875-887 pp.
- Canham, C. D. (1985). Suppression and release during canopy recruitment in *Acer saccharum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 112, 134–145 pp.
- Canham, C. D. (1990). Suppression and release during canopy recruitment in *Fagus grandifolia*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1-7 pp.
- Čada, V., Svoboda, M., & Janda, P. (2013). Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 295, 59-68 pp.
- Čada, V., Morrissey, R. C., Michalová, Z., Bače, R., Janda, P., & Svoboda, M. (2016). Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 363, 169-178 pp.
- Emborg, J., Christensen, M., & Heilmann-Clausen, J. (2000). The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 126(2), 173-189 pp.
- FAO, (2010). Global Forest Resources Assessment 2010. Main Report. FAO Forestry Paper. FAO, Rome, 340 pp.
- Firm, D., Nagel, T. A., & Diaci, J. (2009). Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management*, 257(9), 1893-1901 pp.

Forest resources of Europe, CIS, North America, Australia, Japan and New Zealand (industrialized temperate/boreal countries). UN/ECE/FAO Contribution to the Global Forest Resources Assessment, 2000: Main Report. Geneva Timber and Forest Study Papers, No. 17. United Nations Publication, New York and Geneva. 445 pp.

Franklin, J. F., Spies, T. A., Van Pelt, R., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., ... & Bible, K. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155(1), 399-423 pp.

Fraver, S., & White, A. S. (2005). Identifying growth releases in dendrochronological studies of forest disturbance. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(7), 1648-1656 pp.

Fraver, S., White, A. S., & Seymour, R. S. (2009). Natural disturbance in an old-growth landscape of northern Maine, USA. *Journal of ecology*, 97(2), 289-298 pp.

Frelich, L. E., & Lorimer, C. G. (1991). Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper Great Lakes region. *Ecological monographs*, 61(2), 145-164 pp.

Frelich, L. E. (2002). Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge University Press.

Grundmann, B. M., Bonn, S., & Roloff, A. (2008). Cross-dating of highly sensitive Common beech (*Fagus sylvatica* L.) tree-ring series with numerous missing rings. *Dendrochronologia*, 26(2), 109-113.

Heinselman, M. L. (1973). Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary Research*, 3, 329-382 pp.

Henry, J. D. & Swan, J. M. A. (1974). Reconstruction of forest history from live and dead plant material: an approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. *Ecology*, 55, 772-783 pp.

Holeksa, J., Zielonka, T., Żywiec, M., & Fleischer, P. (2016). Identifying the disturbance history over a large area of larch-spruce mountain forest in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 361, 318-327 pp.

Hunter, M. L. (1999). Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge university press.

Janda, P., Trotsiuk, V., Mikoláš, M., Bače, R., Nagel, T. A., Seidl, R., ... & Jasík, M. (2016). The historical disturbance regime of mountain Norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. *Forest Ecology and Management*, 388, 67-78 pp.

Kaplan, J. O., K. M. Krumhardt & N. Zimmermann (2009). The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quaternary Science Reviews*, volume 28, issues 27-28, 3016-3034 pp.

- Kulakowski, D., Seidl, R., Holeksa, J., Kuuluvainen, T., Nagel, T. A., Panayotov, M., ... & Wohlgemuth, T. (2017). A walk on the wild side: disturbance dynamics and the conservation and management of European mountain forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 388, 120-131 pp.
- Kuuluvainen, T., Hofgaard, A., Aakala, T., & Jonsson, B. G. (2017). North Fennoscandian mountain forests: History, composition, disturbance dynamics and the unpredictable future. *Forest Ecology and Management*, 385, 140-149 pp.
- Latte, N., Lebourgeois, F., & Claessens, H. (2015). Increased tree-growth synchronization of beech (*Fagus sylvatica* L.) in response to climate change in northwestern Europe. *Dendrochronologia*, 33, 69-77 pp.
- Lertzman, K. P., & Krebs, C. J. (1991). Gap-phase structure of a subalpine old-growth forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(12), 1730-1741 pp.
- Lorimer, C. G., & Frelich, L. E. (1989). A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 19(5), 651-663 pp.
- Mather, A. S. (1992). The forest transition. *Area*, 367-379 pp.
- Mather, A. S. (2001). The transition from deforestation to reforestation in Europe. *Agricultural technologies and tropical deforestation*, 35-52 pp.
- Meyer, P., Tabaku, V., & Von Lupke, B. (2003). Structural characteristics of Albanian beech (*Fagus sylvatica* L.) virgin forests-Deductions for semi-natural forestry. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 122(1), 47-58 pp.
- Nagel, T. A., & Diaci, J. (2006). Intermediate wind disturbance in an old-growth beech-fir forest in southeastern Slovenia. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(3), 629-638 pp.
- Nagel, T. A., Svoboda, M., & Diaci, J. (2006). Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus*-*Abies* forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and management*, 226(1), 268-278 pp.
- Nagel, T. A., Levanic, T., & Diaci, J. (2007). A dendroecological reconstruction of disturbance in an old-growth *Fagus*-*Abies* forest in Slovenia. *Annals of Forest Science*, 64(8), 891-897 pp.
- Nagel, T. A., & Svoboda, M. (2008). Gap disturbance regime in an old-growth *Fagus*-*Abies* forest in the Dinaric Mountains, Bosnia-Herzegovina. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(11), 2728-2737 pp.
- Nagel, T. A., Svoboda M. & Panayotov, M. (2013). Natural disturbances and forest dynamics. In: Kraus D., Krumm F. (eds) 2013. Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. *European Forest Institute*. 284 pp.

- Nagel, T. A., Mikac, S., Dolinar, M., Klopčič, M., Keren, S., Svoboda, M., ... & Paulić, V. (2017). The natural disturbance regime in forests of the Dinaric Mountains: a synthesis of evidence. *Forest Ecology and Management*, 388, 29-42 pp.
- Nowacki, G. J. & Abrams, M. D., 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs* 67, 225–249 pp.
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M. A. R. K. U. S., ... & Kanka, R. (2010). Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation biology*, 24(1), 101-112 pp.
- Parviainen, J. (2005). Virgin and natural forests in the temperate zone of Europe. *Forest Snow and Landscape Research*, 79(1-2), 9-18 pp.
- Piovesan, G., Bernabei, M., Di Filippo, A., Romagnoli, M., & Schirone, B. (2003). A long-term tree ring beech chronology from a high-elevation old-growth forest of Central Italy. *Dendrochronologia*, 21(1), 13-22 pp.
- Piovesan, G., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Biondi, F., & Schirone, B. (2005). Structure, dynamics and dendroecology of an old-growth *Fagus* forest in the Apennines. *Journal of Vegetation Science*, 16(1), 13-28 pp.
- Pontailleur, J. Y., Faille, A., & Lemée, G. (1997). Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). *Forest Ecology and Management*, 98(1), 1-15 pp.
- Rubino, D. L., & McCarthy, B. C. (2004). Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. *Dendrochronologia*, 21(3), 97-115 pp.
- Runkle, J. R. (1990). Gap dynamics in an Ohio *Acer–Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(5), 632-641 pp.
- Schweingruber, F. H. (1996). *Tree rings and environment: dendroecology*. Paul Haupt AG Bern.
- Splechtna, B. E., Gratzner, G., & Black, B. A. (2005). Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest – A spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), 511-522 pp.
- Šamonil, P., Antolík, L., Svoboda, M., & Adam, D. (2009). Dynamics of windthrow events in a natural fir-beech forest in the Carpathian mountains. *Forest Ecology and Management*, 257(3), 1148-1156 pp.
- Šamonil, P., Doleželová, P., Vašíčková, I., Adam, D., Valtera, M., Král, K., ... & Šebková, B. (2013). Individual-based approach to the detection of disturbance history through spatial scales in a natural beech-dominated forest. *Journal of vegetation science*, 24(6), 1167-1184 pp.

Šebková, B., Šamonil, P., Valtera, M., Adam, D., & Janík, D. (2012). Interaction between tree species populations and windthrow dynamics in natural beech-dominated forest, Czech Republic. *Forest ecology and management*, 280, 9-19 pp.

Trotsiuk, V., Hobi, M. L., & Commarmot, B. (2012). Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). *Forest Ecology and Management*, 265, 181-190 pp.

Trotsiuk, V., Svoboda, M., Janda, P., Mikolas, M., Bace, R., Rejzek, J., ... & Myklush, S. (2014). A mixed severity disturbance regime in the primary *Picea abies* (L.) Karst. forests of the Ukrainian Carpathians. *Forest Ecology and Management*, 334, 144-153 pp.

Van Wagner, C. E. (1968). The line intersect method in forest fuel sampling. *Forest science*, 14(1), 20-26 pp.

Vašíčková, I., Šamonil, P., Ubilla, A. E. F., Král, K., Daněk, P., & Adam, D. (2016). The true response of *Fagus sylvatica* L. to disturbances: A basis for the empirical inference of release criteria for temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 374, 174-185 pp.

Worbes, M. (2004). Tree-ring analysis. *Encyclopedia of forest sciences*, 586-599 pp.

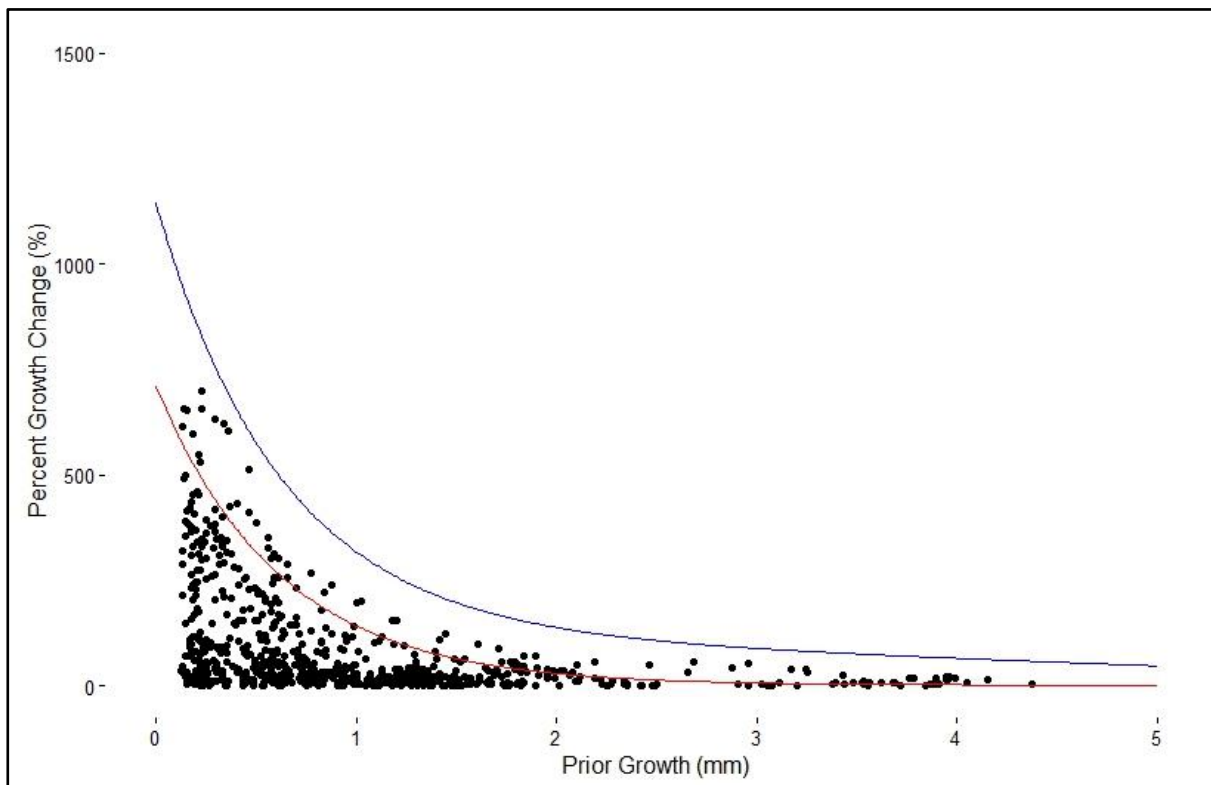
Woods, K. D. (2004). Intermediate disturbance in a late-successional hemlock-northern hardwood forest. *Journal of Ecology*, 92(3), 464-476 pp.

www.pralesy.sk: <http://www.pralesy.sk/lokality/lokality-pralesov.html?id=55&task=view>

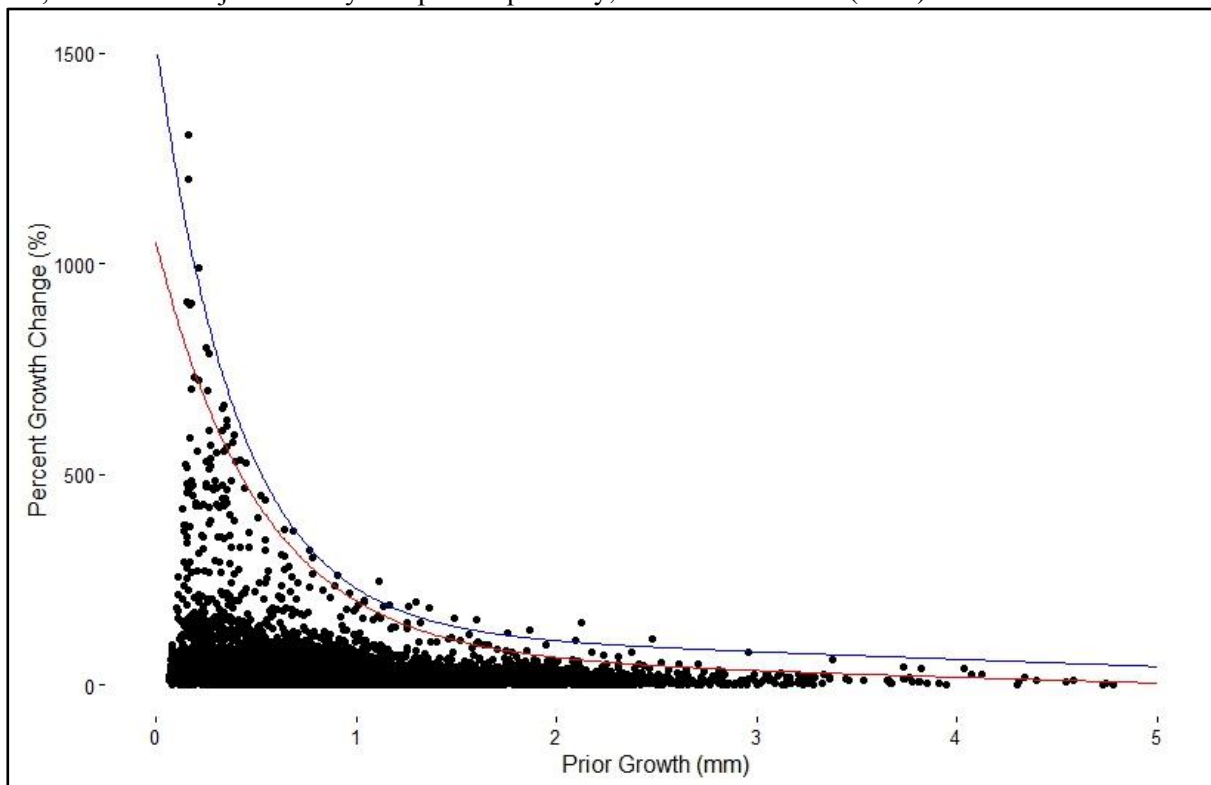
Zeibig, A., Diaci, J., & Wagner, S. (2005). Gap disturbance patterns of a *Fagus sylvatica* virgin forest remnant in the mountain vegetation belt of Slovenia. *Forest Snow and Landscape Research*, 79(1/2), 69-80.

Zielonka, T., Holeksa, J., Fleischer, P., & Kapusta, P. (2010). A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science*, 21(1), 31-42 pp.

PŘÍLOHY



Příloha č. 1. Boundary line pro jedli bělokorou (*Abies alba*). Osa x udává velikost předchozího růstu, osa y příslušnou procentuální růstovou změnu. Červená křivka je boundary line vypočtená v našich dat, modrá křivka je boundary line podle Splechtny, Gratzera et Blacka (2005).



Příloha č. 2. Boundary line pro smrk ztepilý (*Picea abies*). Vysvětlivky stejné jako v předchozím případě.

Příloha č. 3. Výsledky rekonstrukce disturbanční historie podle první metody. Vysvětlivky: HU – hlavní uvolnění, VU – vedlejší uvolnění, GO – gap origin, růst v gapu. Hodnoty udávají procenta z počtu. HV – hloubka vzorku.
část 1.

desetiletí	KOR_000_1			KOR_000_2			KOR_003_1			KOR_003_2			KOR_004_1			KOR_004_2							
	VU	GO	HV	HU	VU	GO	HV	HU	VU	GO	HV	HU	VU	GO	HV	HU	VU	GO	HV				
1700-1709	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0	
1710-1719	25%	0%	4	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0	
1720-1729	0%	17%	6	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	4	0%	0%	0%	0	0%	0%	0	
1730-1739	0%	0%	9	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	5	0%	0%	0%	0	0%	0%	0	
1740-1749	0%	0%	9	0%	20%	0%	5	0%	0%	0%	0	0%	20%	0%	5	0%	0%	0%	0	0%	0%	0	
1750-1759	0%	0%	9	0%	0%	0%	7	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	6	0%	0%	0%	0	0%	0%	0	
1760-1769	0%	0%	12	0%	0%	0%	7	0%	0%	0%	0	17%	17%	33%	6	0%	0%	0%	0	0%	0%	0	
1770-1779	0%	8%	13	0%	0%	0%	9	0%	0%	0%	0	0%	0%	25%	8	0%	0%	0%	0	0%	0%	0	
1780-1789	0%	0%	17	0%	0%	0%	10	0%	0%	0%	4	0%	20%	30%	10	0%	0%	0%	5	0%	0%	4	
1790-1799	0%	0%	17	0%	9%	0%	11	0%	50%	0%	4	0%	8%	15%	13	0%	0%	0%	6	0%	25%	25%	4
1800-1809	0%	0%	18	0%	0%	0%	11	0%	0%	0%	4	6%	0%	0%	16	0%	0%	0%	6	0%	0%	0%	9
1810-1819	11%	0%	18	0%	0%	0%	13	0%	0%	0%	4	0%	17%	6%	18	0%	0%	14%	7	0%	26%	9%	12
1820-1829	4%	0%	23	0%	0%	0%	13	0%	0%	0%	5	0%	0%	0%	20	0%	0%	9%	11	0%	23%	8%	13
1830-1839	4%	8%	26	0%	7%	0%	15	0%	0%	13%	8	0%	9%	0%	22	0%	6%	19%	16	0%	0%	8%	13
1840-1849	22%	0%	32	0%	38%	0%	16	0%	25%	0%	8	0%	0%	0%	22	0%	9%	0%	24	0%	0%	7%	15
1850-1859	0%	6%	35	0%	6%	0%	18	0%	0%	13%	8	0%	0%	0%	23	0%	0%	7%	27	0%	0%	0%	17
1860-1869	3%	0%	37	0%	0%	0%	18	0%	0%	0%	9	0%	4%	4%	23	0%	0%	0%	30	0%	0%	5%	20
1870-1879	5%	0%	38	0%	15%	5%	21	0%	18%	9%	11	0%	12%	4%	25	0%	0%	3%	34	5%	29%	0%	21
1880-1889	3%	0%	39	0%	0%	0%	23	0%	0%	0%	12	0%	4%	0%	26	0%	3%	0%	36	0%	5%	5%	22
1890-1899	13%	0%	39	0%	13%	0%	23	0%	21%	14%	14	0%	4%	0%	26	0%	0%	0%	38	0%	0%	5%	22
1900-1909	5%	0%	39	0%	0%	0%	23	0%	0%	0%	15	0%	4%	0%	27	0%	0%	0%	39	0%	0%	0%	23
1910-1919	8%	0%	39	0%	4%	0%	23	0%	0%	12%	17	0%	0%	0%	28	0%	13%	0%	39	0%	0%	0%	23
1920-1929	5%	0%	39	4%	17%	0%	23	0%	0%	11%	19	0%	13%	3%	30	0%	27%	0%	41	0%	13%	0%	23
1930-1939	18%	0%	40	9%	13%	0%	23	5%	10%	0%	21	0%	6%	14%	35	0%	5%	2%	44	0%	0%	0%	23
1940-1949	5%	0%	40	0%	4%	0%	23	0%	0%	9%	22	0%	8%	13%	40	0%	4%	0%	45	0%	0%	0%	23
1950-1959	3%	0%	39	4%	0%	0%	23	0%	8%	0%	24	2%	8%	2%	49	0%	9%	0%	45	0%	4%	0%	24
1960-1969	0%	0%	39	0%	0%	0%	23	0%	0%	0%	24	2%	4%	2%	54	0%	4%	0%	45	0%	17%	0%	24
1970-1979	18%	0%	39	13%	17%	0%	23	4%	0%	0%	24	2%	4%	0%	54	0%	27%	0%	45	4%	20%	8%	25
1980-1989	13%	0%	39	0%	25%	13%	24	4%	21%	4%	24	2%	17%	0%	54	2%	18%	0%	45	7%	37%	15%	27
1990-1999	0%	0%	39	0%	0%	0%	26	0%	0%	0%	25	2%	9%	0%	54	2%	7%	0%	45	0%	13%	0%	31
2000-2010	8%	0%	39	0%	0%	0%	26	0%	0%	0%	23	0%	4%	0%	54	5%	11%	0%	44	0%	0%	0%	31

část 2.

desetiletí	KOR_005_1			KOR_005_2				KOR_006_1				KOR_006_2				KOR_007_1				KOR_007_2			
	VU	GO	HV	HU	VU	GO	HV	HU	VU	GO	HV	HU	VU	GO	HV	HU	VU	GO	HV	HU	VU	GO	HV
1700-1709	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	25%	0%	4	0%	0%	0%	0
1710-1719	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	4	0%	0%	0%	0
1720-1729	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	20%	5	0%	0%	0%	4
1730-1739	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	17%	0%	6	25%	0%	0%	4
1740-1749	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	33%	0%	6	0%	0%	0%	4
1750-1759	0%	29%	4	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	0%	14%	29%	7	20%	20%	0%	5
1760-1769	0%	33%	6	0%	0%	20%	5	0%	0%	0%	0	0%	25%	0%	4	0%	10%	0%	10	0%	0%	0%	7
1770-1779	10%	10%	10	0%	0%	29%	7	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	4	0%	0%	0%	10	0%	0%	0%	7
1780-1789	0%	29%	14	0%	0%	0%	10	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	4	0%	0%	0%	10	0%	0%	0%	7
1790-1799	0%	5%	20	0%	0%	9%	11	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	4	0%	20%	0%	10	0%	0%	0%	7
1800-1809	0%	0%	21	0%	0%	0%	12	0%	0%	0%	0	0%	0%	22%	5	0%	0%	0%	11	0%	0%	0%	8
1810-1819	4%	17%	24	0%	8%	0%	12	0%	0%	25%	4	0%	0%	0%	5	0%	0%	0%	12	0%	13%	0%	8
1820-1829	3%	7%	30	0%	40%	0%	13	0%	0%	33%	6	0%	0%	0%	5	23%	8%	0%	13	0%	0%	0%	8
1830-1839	0%	0%	31	0%	21%	0%	14	25%	0%	50%	8	0%	60%	40%	5	43%	14%	21%	14	33%	6%	50%	18
1840-1849	6%	0%	31	0%	0%	11%	18	21%	7%	21%	14	22%	0%	33%	9	0%	5%	29%	21	4%	0%	17%	23
1850-1859	0%	0%	32	0%	0%	5%	21	0%	0%	0%	16	0%	0%	18%	11	0%	0%	0%	23	0%	0%	8%	26
1860-1869	3%	0%	33	0%	13%	4%	23	0%	0%	0%	16	0%	0%	0%	13	0%	0%	0%	23	0%	0%	0%	26
1870-1879	17%	0%	35	0%	13%	0%	31	6%	6%	0%	16	6%	6%	13%	16	0%	8%	8%	24	4%	7%	0%	27
1880-1889	3%	0%	37	0%	0%	0%	31	0%	0%	0%	18	0%	0%	6%	18	0%	4%	4%	25	0%	0%	0%	27
1890-1899	3%	0%	39	0%	6%	0%	35	0%	0%	0%	18	0%	0%	5%	21	0%	8%	0%	26	0%	4%	0%	27
1900-1909	0%	0%	39	0%	3%	0%	35	6%	6%	0%	18	4%	4%	4%	23	0%	0%	0%	26	0%	0%	0%	27
1910-1919	5%	0%	39	0%	14%	0%	37	0%	0%	0%	18	0%	0%	0%	24	0%	15%	0%	27	0%	0%	0%	27
1920-1929	8%	0%	39	0%	14%	0%	37	0%	0%	0%	18	0%	0%	0%	24	4%	14%	0%	28	0%	4%	0%	27
1930-1939	10%	0%	39	0%	8%	0%	39	0%	0%	0%	18	0%	0%	0%	24	14%	17%	0%	29	0%	21%	0%	28
1940-1949	3%	0%	39	0%	0%	0%	41	0%	6%	0%	18	0%	0%	0%	24	0%	3%	0%	29	0%	3%	3%	29
1950-1959	10%	0%	39	0%	0%	0%	41	0%	6%	6%	18	0%	0%	0%	25	0%	21%	0%	29	3%	11%	14%	35
1960-1969	8%	0%	39	0%	2%	0%	41	0%	5%	10%	20	4%	8%	0%	25	3%	7%	0%	29	3%	8%	3%	36
1970-1979	8%	0%	39	2%	15%	0%	41	0%	0%	5%	21	0%	0%	8%	26	0%	0%	0%	29	3%	0%	0%	37
1980-1989	28%	0%	39	2%	27%	0%	41	0%	18%	5%	22	0%	13%	23%	30	3%	21%	0%	29	0%	24%	3%	38
1990-1999	5%	0%	39	0%	12%	0%	42	0%	26%	0%	23	5%	8%	0%	37	0%	14%	0%	29	5%	8%	0%	38
2000-2010	6%	0%	36	0%	2%	0%	41	0%	0%	0%	25	0%	3%	0%	38	0%	0%	0%	29	5%	3%	0%	38

část 3.

desetiletí	KOR_008_1				KOR_008_2				desetiletí	KOR_008_1				KOR_008_2			
	HU	VU	GO	HV	HU	VU	GO	HV		HU	VU	GO	HV	HU	VU	GO	HV
1700-1709	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	1860-1869	5%	0%	16%	19	0%	0%	6%	16
1710-1719	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	1870-1879	0%	0%	5%	21	0%	0%	0%	16
1720-1729	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	1880-1889	0%	5%	0%	21	6%	6%	0%	16
1730-1739	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	1890-1899	0%	0%	0%	21	0%	13%	0%	16
1740-1749	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	1900-1909	0%	0%	0%	21	6%	0%	0%	16
1750-1759	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	1910-1919	0%	10%	0%	21	0%	0%	0%	17
1760-1769	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	0	1920-1929	0%	5%	0%	21	0%	6%	0%	17
1770-1779	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	4	1930-1939	5%	19%	0%	21	0%	12%	0%	17
1780-1789	0%	0%	0%	0	0%	0%	0%	4	1940-1949	0%	5%	0%	21	0%	6%	6%	17
1790-1799	0%	0%	0%	0	0%	17%	0%	6	1950-1959	0%	10%	0%	21	0%	0%	0%	19
1800-1809	0%	0%	0%	4	0%	0%	0%	7	1960-1969	0%	4%	9%	23	0%	0%	5%	21
1810-1819	0%	0%	0%	5	0%	0%	0%	7	1970-1979	4%	12%	12%	25	0%	0%	5%	22
1820-1829	20%	0%	0%	5	29%	0%	0%	7	1980-1989	3%	6%	16%	31	0%	32%	5%	22
1830-1839	57%	0%	43%	7	40%	0%	53%	8	1990-1999	0%	3%	0%	31	4%	9%	0%	23
1840-1849	0%	0%	31%	13	8%	0%	0%	12	2000-2010	0%	10%	0%	31	0%	0%	0%	23
1850-1859	0%	0%	6%	16	7%	0%	14%	15									

Příloha č. 4. Výsledky rekonstrukce disturbanční historie podle druhé metody. Vysvětlivky: UV – uvolnění, GO – gap origin, růst v gapu. Hodnoty udávají procenta zasažené korunové plochy. HV – hloubka vzorku.

část 1.

desetiletí	KOR_000_1			KOR_000_2			KOR_003_1			KOR_003_2			KOR_004_1			KOR_004_2			KOR_005_1			KOR_005_2		
	UV	GO	HV	UV	GO	HV	UV	GO	HV	UV	GO	HV	UV	GO	HV	UV	GO	HV	UV	GO	HV	UV	GO	HV
1700-1709	0%	0%	4	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0
1710-1719	0%	0%	5	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0
1720-1729	0%	0%	8	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	4	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0
1730-1739	0%	0%	9	0%	0%	4	0%	0%	0	0%	0%	5	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0
1740-1749	0%	0%	9	0%	6%	6	0%	0%	0	0%	0%	5	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0
1750-1759	0%	4%	10	0%	0%	7	0%	0%	0	23%	0%	6	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	13%	4	0%	0%	0
1760-1769	0%	0%	13	0%	0%	8	0%	0%	0	0%	0%	6	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	7	0%	31%	5
1770-1779	0%	0%	15	0%	0%	9	0%	0%	0	0%	8%	8	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	13%	11	0%	37%	7
1780-1789	0%	0%	17	0%	0%	9	0%	0%	0	0%	9%	11	0%	0%	4	0%	0%	4	0%	30%	13	0%	0%	10
1790-1799	0%	0%	17	11%	0%	9	0%	0%	0	0%	7%	14	0%	0%	5	16%	0%	4	10%	4%	19	0%	5%	11
1800-1809	0%	0%	19	0%	0%	10	0%	0%	0	0%	0%	15	0%	0%	6	0%	0%	8	0%	0%	20	0%	0%	12
1810-1819	10%	0%	19	0%	0%	11	0%	0%	0	0%	3%	17	0%	14%	8	0%	7%	11	0%	11%	22	0%	0%	12
1820-1829	5%	6%	24	0%	0%	11	0%	0%	4	0%	0%	18	0%	5%	12	0%	4%	12	2%	8%	28	12%	0%	13
1830-1839	7%	3%	28	0%	0%	13	0%	6%	5	0%	0%	20	0%	0%	15	0%	0%	12	0%	0%	28	0%	0%	14
1840-1849	17%	2%	33	27%	0%	15	0%	0%	5	0%	5%	20	0%	5%	23	0%	13%	13	1%	0%	28	0%	12%	18
1850-1859	0%	2%	36	7%	0%	16	0%	19%	6	0%	0%	21	0%	8%	28	0%	0%	15	0%	2%	29	0%	3%	20
1860-1869	2%	0%	38	0%	4%	16	0%	0%	6	0%	3%	21	0%	0%	33	0%	0%	19	1%	0%	31	0%	4%	22
1870-1879	0%	0%	39	6%	4%	20	0%	11%	9	2%	3%	24	0%	1%	35	26%	0%	20	13%	0%	32	8%	3%	30
1880-1889	4%	0%	39	0%	0%	21	0%	0%	10	0%	0%	24	0%	0%	36	0%	0%	21	4%	0%	33	0%	2%	30
1890-1899	12%	0%	39	0%	0%	21	26%	13%	11	0%	0%	25	0%	0%	38	0%	0%	21	0%	1%	35	7%	0%	34
1900-1909	0%	0%	39	0%	0%	21	0%	0%	12	0%	0%	26	0%	0%	38	0%	0%	22	0%	0%	35	0%	0%	35
1910-1919	1%	0%	39	6%	0%	21	0%	4%	13	0%	0%	28	6%	0%	39	0%	0%	22	0%	0%	35	5%	0%	36
1920-1929	3%	0%	39	3%	0%	21	7%	11%	16	13%	2%	28	26%	3%	41	0%	0%	22	4%	0%	35	7%	1%	36
1930-1939	12%	0%	40	14%	0%	21	0%	0%	16	10%	11%	34	7%	1%	43	0%	0%	22	5%	0%	35	4%	0%	38
1940-1949	2%	0%	40	0%	0%	21	0%	5%	17	5%	7%	42	1%	0%	43	0%	0%	22	4%	0%	35	0%	0%	39
1950-1959	0%	0%	39	0%	0%	21	0%	0%	18	9%	2%	48	4%	0%	43	0%	0%	22	3%	0%	35	0%	0%	39
1960-1969	0%	0%	39	0%	0%	21	0%	0%	18	3%	1%	53	5%	0%	43	4%	0%	22	0%	0%	35	0%	0%	39
1970-1979	12%	0%	39	18%	0%	21	5%	0%	18	4%	0%	53	11%	0%	43	10%	3%	23	3%	0%	35	11%	0%	39
1980-1989	4%	0%	39	6%	3%	23	8%	2%	18	4%	1%	53	9%	0%	43	25%	3%	25	6%	0%	35	6%	0%	39
1990-1999	0%	0%	39	0%	0%	24	0%	0%	18	0%	0%	53	5%	0%	43	4%	0%	28	0%	0%	35	2%	0%	39
2000-2010	0%	0%	39	0%	0%	24	0%	0%	17	0%	0%	52	6%	0%	42	0%	0%	28	0%	0%	32	0%	0%	38

část 2.

desetiletí	KOR_006_1			KOR_006_2			KOR_007_1			KOR_007_2			KOR_008_1			KOR_008_2		
	UV	GO	HV	UV	GO	HV	UV	GO	HV	UV	GO	HV	UV	GO	HV	UV	GO	HV
1700-1709	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	4	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0
1710-1719	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	4	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	0
1720-1729	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	5	0%	0%	4	0%	0%	0	0%	0%	0
1730-1739	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	6	0%	0%	4	0%	0%	0	0%	0%	0
1740-1749	0%	0%	0	0%	0%	0	24%	0%	6	0%	0%	4	0%	0%	0	0%	0%	0
1750-1759	0%	0%	0	0%	0%	0	0%	0%	7	0%	0%	4	0%	0%	0	0%	0%	0
1760-1769	0%	0%	0	0%	0%	4	0%	0%	10	0%	0%	7	0%	0%	0	0%	0%	0
1770-1779	0%	0%	0	0%	0%	4	0%	0%	10	0%	0%	7	0%	0%	0	0%	0%	4
1780-1789	0%	0%	0	0%	0%	4	0%	0%	10	0%	0%	7	0%	0%	0	0%	0%	4
1790-1799	0%	0%	0	0%	0%	4	0%	0%	10	0%	0%	7	0%	0%	0	0%	0%	6
1800-1809	0%	0%	0	0%	0%	5	0%	0%	11	0%	0%	7	0%	0%	4	0%	0%	7
1810-1819	0%	25%	4	0%	0%	5	0%	0%	12	0%	0%	8	0%	0%	4	0%	0%	7
1820-1829	0%	31%	5	0%	0%	5	15%	0%	13	0%	0%	8	18%	0%	5	28%	0%	7
1830-1839	29%	35%	8	39%	22%	5	56%	7%	14	39%	36%	11	55%	33%	6	49%	23%	8
1840-1849	5%	20%	14	21%	25%	9	0%	19%	21	4%	16%	19	0%	25%	9	0%	0%	12
1850-1859	0%	0%	15	0%	18%	10	0%	0%	23	0%	5%	24	0%	0%	12	5%	10%	15
1860-1869	0%	0%	15	0%	0%	12	0%	0%	23	0%	0%	24	0%	4%	13	0%	1%	16
1870-1879	0%	0%	15	7%	4%	13	0%	4%	25	0%	0%	24	0%	3%	16	0%	0%	16
1880-1889	0%	0%	16	0%	0%	14	0%	0%	25	0%	0%	24	0%	0%	17	0%	0%	16
1890-1899	0%	0%	16	0%	0%	16	4%	0%	26	0%	0%	24	0%	0%	17	0%	0%	16
1900-1909	0%	0%	16	0%	0%	16	0%	0%	26	0%	0%	24	0%	0%	17	0%	0%	16
1910-1919	0%	0%	16	0%	0%	17	0%	0%	27	0%	0%	24	0%	0%	17	0%	0%	17
1920-1929	0%	0%	16	0%	0%	17	4%	0%	28	5%	0%	24	6%	0%	17	0%	0%	17
1930-1939	0%	0%	16	0%	0%	17	13%	0%	29	10%	0%	25	0%	0%	17	0%	0%	17
1940-1949	2%	0%	16	0%	0%	17	0%	0%	29	0%	1%	25	0%	0%	17	0%	2%	17
1950-1959	0%	3%	16	0%	0%	17	0%	0%	29	0%	5%	26	0%	0%	17	0%	0%	19
1960-1969	0%	6%	19	12%	0%	17	0%	0%	29	0%	1%	32	3%	3%	17	0%	1%	21
1970-1979	0%	3%	19	0%	5%	18	0%	0%	29	5%	0%	34	5%	6%	20	0%	2%	22
1980-1989	0%	2%	20	7%	13%	22	1%	0%	29	2%	1%	35	0%	4%	26	13%	1%	22
1990-1999	0%	0%	21	2%	0%	27	1%	0%	29	2%	0%	35	0%	0%	27	5%	0%	22
2000-2010	0%	0%	21	0%	0%	27	0%	0%	29	2%	0%	35	1%	0%	27	0%	0%	22

Příloha č. 5. Objem mrtvého dřeva na výzkumných plochách. Hodnoty udávají objem v m³/ha. Sloupce třída 1-5 udávají objemy pro jednotlivé stupně rozkladu, sloupec celkem pak celkový objem.

plocha	třída 1	třída 2	třída 3	třída 4	třída 5	celkem
KOR_000_1	0.8	2.5	7.3	35.0	3.7	49.4
KOR_000_2	1.0	38.4	27.8	53.7	0.0	121.0
KOR_003_1	0.0	26.0	50.3	14.8	0.0	91.0
KOR_003_2	0.0	0.0	0.8	41.9	64.6	107.4
KOR_004_1	0.0	7.0	5.2	5.2	67.4	84.9
KOR_004_2	0.0	2.8	0.0	47.9	5.1	55.8
KOR_005_1	0.0	28.7	26.1	34.2	0.0	89.0
KOR_005_2	0.0	58.7	20.1	49.5	88.5	216.8
KOR_006_1	0.0	6.8	114.2	60.4	7.2	188.6
KOR_006_2	0.0	0.0	16.9	122.0	67.8	206.7
KOR_007_1	0.0	0.0	0.0	57.6	24.1	81.6
KOR_007_2	0.0	10.4	24.1	47.8	0.0	82.2
KOR_008_1	2.9	14.4	23.1	57.0	89.6	186.9
KOR_008_2	66.0	0.5	56.5	169.7	16.4	309.1